# PLANTA

## ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

46. BAND, 2. HEFT

MIT 70 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 19. OKTOBER 1955)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1955

Planta (Berl.)

*Preis DM 24.–*

# Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler*. Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".


Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

*Professor Dr. Wilhelm Ruhland*, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Otto Renner*, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*


**Springer-Verlag**

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 27901


46. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 2. Heft


Seite

WERZ, G., Kernphysiologische Untersuchungen an *Acetabularia*. Mit 6 Textabbildungen . . . . . 113

TRANQUILLINI, W., Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlensäureassimilation von *Pinus cembra*-Jungwuchs an einem hochalpinen Standort. Mit 8 Textabbildungen . . . . . 154

GUTTENBERG, H. v., J. BURMEISTER und H.-J. BROSELL, Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. II. Mit 56 Textabbildungen . . . . . 179

FREYTAG, K., Über den Feinbau der Haare einiger *Eriophyes*-Gallen . . . 223

Planta, Bd. 46, S. 113—153 (1955).

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven
(Abt. Prof. Dr. J. Hämmerling)
und dem Botanischen Institut der Universität Köln a. Rhein.

# KERNPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN *ACETABULARIA* *.

Von
Günther Werz.

Mit 6 Textabbildungen.

*(Eingegangen am 20. April 1955.)*

## A. Einleitung.

Die Untersuchungen von Hämmerling und Mitarbeitern an der marinen Grünalge *Acetabularia* brachten sowohl einen Einblick in die Abhängigkeit cytoplasmatischer Leistungen von der Wirkung des Zellkernes, als auch in die Abhängigkeit der Kernfunktion von den Bedingungen im Cytoplasma (Literaturübersicht s. Hämmerling 1953). Auf Grund der Einzelligkeit und Einkernigkeit der Acetabularienzelle (Hämmerling 1931/32, Schulze 1939, Maschlanka 1943b), der Fähigkeit kernloser Teile zur Formbildung (Hämmerling 1932, 1934a, 1934d, 1936, Beth 1953a) sowie der Möglichkeit, durch Transplantation artgleiche und artverschiedene Kern- und Plasmakombinationen herzustellen, konnten genauere Vorstellungen über die Wirkung des Zellkernes bei Formbildungsprozessen entwickelt werden.

Die Versuchsergebnisse führten zu der Deutung, daß die spezifische Ausprägung des Gametangienstandes, des Hutes, durch artspezifische, kern-(genom-)abhängige Hutgestaltungsstoffe bestimmt wird. Die Entstehung eines Hutes ist aber außerdem von der Anwesenheit von Hutbildungsstoffen abhängig. Sie sind, wie besonders Transplantationsversuche zwischen *Acicularia Schenckii* und *Acetabularia mediterranea* zeigten, nicht artspezifisch (Hämmerling 1943b, 1946b, 1953, Beth 1943a, 1943c).

Bei zweikernigen, artverschiedenen Transplantaten entstanden sowohl bei der *Acetabularia crenulata-Acetabularia mediterranea*-Kombination als auch bei *Acicularia Schenckii-Acetabularia mediterranea*-Transplantaten Hüte, deren Merkmale zwischen denen der beiden Transplantatpartner standen. Diese als *Zwischenhüte* bezeichneten Hutformen entstanden unter der gemeinsamen Wirkung der kernabhängigen, artspezifischen Formbildungsstoffe (Hämmerling 1943b, 1946a, 1946b, 1953,

* Erschienen als Dissertation der philosophischen Fakultät der Universität Köln a. Rhein.

BETH 1943a, 1943c). An dreikernigen Transplantaten mit zwei *crenulata*-Kernen und einem *mediterranea*-Kern (*cren*$_2$*med*$_1$-Transplantate) entstanden Hüte, die eine stärkere Ablenkung gegen *crenulata* zeigten als die Zwischenhüte der zweikernigen *cren*$_1$*med*$_1$-Kombination (HÄMMERLING 1946a). Dadurch war die Annahme berechtigt, daß der Grad einer Zwischenstufe vom *Mengenverhältnis* der Kerne und der von ihnen abhängigen Gestaltungsstoffe bestimmt wird (HÄMMERLING 1943b, 1946a, 1946b, 1953). Diese Deutung wurde gestützt durch Befunde an einkernigen, artverschiedenen Transplantaten; denn hierbei konnten, ehe der kerngemäße Hut gebildet wurde, Zwischenstufen entstehen, deren Ablenkungsgrad eine Beziehung zur Länge der verwendeten kernlosen Teile zeigte (HÄMMERLING 1943b, 1946b, BETH 1943c). Aus diesen Ergebnissen mußte in Übereinstimmung mit isoliert gehaltenen, nichttransplantierten kernlosen Teilen geschlossen werden, daß in einem langen Hinterstück mehr Formbildungsstoffe gespeichert sind, als in einem kurzen.

So einleuchtend die angeführte Deutung auch ist, war es doch erwünscht, die experimentelle Basis auf direktem Wege durch weitere Kernkombinationen zu erweitern. Frühere Versuche von MASCHLANKA (1946 und unveröffentlicht) führten zu keinem Ergebnis, weil die fraglichen Transplantate entweder überhaupt keine Hüte bildeten (vierkernige *cren*$_2$*med*$_2$-Transplantate) oder weil nur ganz selten Hüte entstanden, wie es bei *cren*$_1$-*med*$_2$-Transplantaten der Fall war. Bei Wiederaufnahme der Versuche zeigte es sich jedoch bald, daß *alle* drei- und vierkernigen Kombinationen Hüte zu bilden imstande waren. So war die Möglichkeit gegeben, die besprochenen Fragen weiter zu verfolgen.

Weiterhin hatten HÄMMERLING (1943b) und BETH (1943c) gefunden, daß die Einzelmerkmale von Hüten artverschiedener Transplantate verschieden stark abgelenkt waren. So fand sich zum Beispiel bei der Zahl der Haaranlagen eine Prävalenz der *cren*-Wirkung, bei der Ausprägung gespornter Kammerenden dagegen ein prävalentes Verhalten von *med*. Es erschien erwünscht, auch diese Erscheinung auf breiterer Basis zu prüfen.

Schließlich sollten die Untersuchungen Aufklärung über die Verträglichkeit der Transplantatpartner bringen. Nach Befunden von HÄMMERLING (1943b, 1946b) traten trotz zunächst normaler, selbst bis zur Hutbildung gehender Formbildung bei einkernigen, artverschiedenen *cren*$_0$-*med*$_1$-Transplantaten Störungen auf, die sich in einer — teilweise reversiblen — „Erblassung" der Transplantate äußerten. Auch die Versuche von MASCHLANKA (1946) an drei- bzw. vierkernigen Transplantaten legten die Annahme nahe, daß zwischen *cren* und *med* Unstimmigkeiten bestehen. Diese zeigen sich schließlich besonders deutlich bei *cren*$_1$*med*$_1$-(*Acic*$_1$*med*$_1$-)Transplantaten, die im Gegensatz zu artgleichen Transplan-

taten bisher nicht lebensfähige Cysten bildeten (HÄMMERLING 1943b, BETH 1943c). Die Ergebnisse der neueren Versuche zu den aufgeführten Fragen sind in Abschnitt C, I. dargestellt.

Im Abschnitt C, II. werden Versuche mitgeteilt werden, die sich auf das Problem des apikal-basalen Konzentrationsgefälles gespeicherter Substanzen beziehen. Dieses war schon nach den ersten Untersuchungen an kernlosen Teilen (HÄMMERLING 1934a, 1934d) anzunehmen, da z.B. kurze kernlose Teile der vorderen Stielregionen wesentlich mehr leisteten als längere Hinterstücke. Es blieb aber offen, ob sich das Konzentrationsgefälle auf artspezifische oder nichtartspezifische oder beide Arten von kernabhängigen Substanzen bezieht.

Schließlich hatte BETH (1943c) zur Erklärung bestimmter Merkmale von Zwischenhüten ein- und zweikerniger, artverschiedener Transplantate die Möglichkeit einer „Mehrkernwirkung" nicht ausgeschlossen. Auch diese Frage bedurfte weiterer Prüfung. Diese Untersuchungen sind in Abschnitt C, III. dargestellt.

## B. Material und Methode.

Die Untersuchungen erfolgten an Transplantaten zwischen den charakteristisch unterschiedenen und von HÄMMERLING (1931/32, 1943a) genau geprüften Arten *Acetabularia crenulata* und *Acetabularia mediterranea*. Sie stammten aus den im Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven, geführten Kulturen. Für die Transplantate wurden Pflanzen verschiedener Nachzuchten verwandt (über Aufzucht- und Kulturbedingungen der Acetabularien s. HÄMMERLING 1944, BETH 1953a).

Im folgenden wird durch die Symbole „*cren*" Acetabularia crenulata, „*med*" Acetabularia mediterranea gekennzeichnet. Durch Anhängen eines Suffix, wie 0, 1, 2, 3, 4 an das Artsymbol, wird die Anzahl Kerne dieser Art im Transplantat bezeichnet. $cren_3med_1$ stellt z.B. ein vierkerniges, artverschiedenes Transplantat zwischen *cren* und *med* mit drei *cren*-Kernen und einem *med*-Kern dar, $cren_1med_3$ ein artverschiedenes Transplantat mit einem *cren*-Kern und drei *med*-Kernen.

Folgende Transplantate wurden hergestellt:

*Vier*kernige Transplantate. *Artgleiche* $cren_4$- und $med_4$-Transplantate. Sie entstanden durch Verwachsen von je zwei zweikernigen, artgleichen Transplantaten und dienten als Kontrollen zu den artverschiedenen Transplantaten. — *Artverschiedene* Transplantate. Durch Transplantation von je einem $cren_2$- mit je einem $cren_1med_1$-Transplantat entstanden $cren_3med_1$-Tranplantate. $cren_2med_2$-Transplantate stellen das Verwachsungsprodukt von je zwei $cren_1med_1$-Transplantaten bzw. je einem $cren_2$- mit einem $med_2$-Transplantat dar. — $cren_1med_3$-Transplantate wurden aus je einem $cren_1med_1$- mit je einem $med_2$-Transplantat hergestellt.

*Drei*kernige Transplantate. $cren_1med_2$-Transplantate entstanden dadurch, daß auf ein Regenerat eines $med_2$-Transplantates ein $cren_1$-Rhizoid bzw. auf ein Regenerat eines $cren_1med_1$-Transplantates ein $med_1$-Rhizoid transplantiert wurde (vgl. MASCHLANKA 1946).

Die bereits von HÄMMERLING (1946a) untersuchten $cren_2med_1$-Transplantate wurden nochmals hergestellt, um sie mit $cren_1med_2$-Transplantaten vergleichen zu können.

Artgleiche, dreikernige $cren_3$- oder $med_3$-Transplantate bildeten reine *cren*- bzw. *med*-Hüte (HÄMMERLING 1946b). Sie wurden nicht mehr untersucht.

An zweikernigen Transplantaten wurden $cren_1med_1$-Transplantate zum Vergleich mit den vierkernigen $cren_2med_2$-Transplantaten untersucht. Ebenfalls aus früheren Versuchen ist bekannt, daß artgleiche, zweikernige *med*- oder *cren*-Transplantate normale *med*- oder *cren*-Hüte bildeten (vgl. HÄMMERLING 1943b).

Die Transplantate wurden in der von HÄMMERLING (1943b, 1946a) und BETH (1943c) beschriebenen Weise durch Ineinanderschieben der kernhaltigen Rhizoidstiele der Transplantatpartner bzw. ihrer Regenerate unter der Binokularlupe angelegt und in Erd-*Schreiber* an einer „künstlichen Sonne" bei 14 Std täglicher Beleuchtung (etwa 2500 Lux) und etwa 21° C Raumtemperatur gehalten. Um möglichst sicher zu sein, von gesunden „Mutterpflanzen" auszugehen, wurden nur Pflanzen bzw. Transplantate mit *typischen* Hüten verwendet (Hutdurchmesser bis 5 mm). Die kernhaltigen Hinterstücke waren, wenn nicht anders angegeben, in den Transplantaten ungefähr je 10 mm lang. Da der Kern im Rhizoid liegt, enthalten die Hinterstücke außerdem stets Rhizoid.

Die transplantierten Teile verwuchsen gut. In der Regel erfolgte die Regeneration von einer oder mehreren bis allen vorhandenen Verwachsungsstellen aus, so daß oft mehrere Regenerate gebildet wurden. Zusätzlich entstanden in einigen Fällen auch an Rhizoiden Regenerate (vgl. S. 130).

Abgesehen von den Transplantaten, die auf ihre Fähigkeit zur Cystenbildung untersucht wurden, wurde nach der Ausbildung des *ersten definierbaren* Hutes das Transplantat zur Kontrolle, ob alle Kerne am Leben geblieben waren, in die einzelnen Komponenten zerschnitten. Regenerierten diese alle bis zur kerngemäßen Hutbildung, so waren alle Kerne bei der Zerschneidung noch am Leben. Solche Transplantate wurden als *positiv* bezeichnet.

Für vielseitige Förderung der vorliegenden Arbeit danke ich Herrn Prof. Dr. HÄMMERLING und Herrn Prof. Dr. STRAUB, Botanisches Institut der Universität Köln. Auch danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die mir zur Verfügung gestellten Mittel. Herrn Dr. K. BETH danke ich für gute Ratschläge.

## C. Ergebnisse.

### I. Artspezifische Kernwirkungen und quantitative Beziehungen zur Kernkombination.

*1. Form der ersten Hüte von Regeneraten aus Verwachsungsstellen.*

Die möglichen drei- und vierkernigen Kombinationen sind in Tabelle 1, links, aufgeführt. Die Gesamtzahl der angelegten Transplantate ist aus Tabelle 1, Spalte (1) ersichtlich. Von diesen fiel eine Anzahl aus, weil sie nicht verwachsen waren. Es verblieben die in Spalte (2) angeführten, gutverwachsenen und regenerierenden Transplantate. Auch von diesen Transplantaten fiel jedoch ein Teil dadurch aus, daß keine Hüte gebildet wurden, daß ein bis mehrere Kerne nicht funktionstüchtig waren oder daß die Transplantate vor der Hutbildung abstarben [Spalte (3)]. Die verbleibenden *positiven* Transplantate und die von ihnen gebildeten, definierbaren ersten Hüte (vor denen zum Teil auch nicht aufgeführte, nichtdefinierbare Kümmerhüte gebildet wurden), sind in Spalte (4) und (5) angegeben. Die Hutzahl ist deshalb höher als die Zahl „positiver

Transplantate", weil — wie bereits angeführt — meist mehrere Regenerate auswuchsen. Nur die aus Verwachsungsstellen entstandenen Hüte wurden in die Tabelle 1 aufgenommen.

Tabelle 1. *Überblick über die angelegten Transplantate bei den verschiedenen Transplantationsserien* (Einzelheiten s. Text).

| Kern-kombination | Angelegte Trans-plantate (1) | Regene-rierende Trans-plantate (2) | Ausfall regenerie-render Trans-plantate (3) | Positive Trans-plantate (4) | Zahl der ersten definier-baren Hüte (5) |
|---|---|---|---|---|---|
| $cren_4$ . . . | 40 | 27 | 7 | 19 | 38 |
| $cren_3med_1$ . . | 47 | 34 | 8 | 26 | 39 |
| $cren_3med_1$ . | 35 | 24 | 5 | 19 | 25 |
| $cren_2med_2$ . . | 81 | 49 | 21 | 28 | 45 |
| $cren_1med_2$ . | 68 | 56 | 40 | 16 | 27 |
| $cren_1med_3$ . . | 105 | 62 | 39 | 23 | 31 |
| $med_4$ . . . | 19 | 17 | 3 | 14 | 16 |

*cren*-Hüte sind von *med*-Hüten deutlich unterschieden (vgl. Abb. 1a und g, HÄMMERLING 1931/32, 1943a). Die Kammern von *cren* sind z.B. nur locker miteinander verbunden, während *med*-Kammern in der Regel fest untereinander verwachsen sind. Außerdem besteht ein wesentlicher Unterschied darin, daß *cren*-Kammern einen Sporn besitzen, *med*-Kammern jedoch nicht (vgl. S. 123). Ehe wir jedoch auf weitere Einzelmerkmale der Hüte eingehen, wollen wir uns auf die Gesamtform beschränken. Sie geht aus Abb. 1 hervor, die einen Überblick über die Verteilung der bei den verschiedenen Transplantatgruppen entstandenen Huttypen gibt.

Die Hüte der artgleichen, mehrkernigen Kontrolltransplantate ($cren_2$, $cren_3$, $cren_4$ bzw. $med_2$, $med_3$, $med_4$) unterschieden sich nicht von den Hüten einkerniger Systeme (Normalentwicklung, regenerierte Hüte, einkernige Transplantate).

Bei den $cren_3med_1$-Transplantaten waren von 39 definierbaren Hüten 22 Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *cren* (55%, Abb. 1b). Sie konnten von reinen *cren*-Hüten lediglich dadurch unterschieden werden, daß die Kammern frühzeitiger als bei *cren* isoliert wurden und daß vereinzelt auch abgerundete, spornlose Kammerenden auftraten. Bei zwei Hüten (5%) — in der Abbildung als *cren*-Hüte bezeichnet — war es unsicher, ob Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *cren* oder reine *cren*-Hüte vorlagen (36%)[1]. 14 Hüte waren nicht so stark nach *cren* abgelenkte Zwischenhüte $\longrightarrow$ *cren*. Die für *cren* typischen, gespornten Kammerenden waren bei diesen Hüten nur vereinzelt zu finden. In der Regel waren die Kammerenden zugespitzt bis rundlich.

[1] Bei nicht eindeutiger Zuordnungsmöglichkeit wurden Blindversuche gemacht und notfalls eine für die Deutung ungünstigere Möglichkeit gewählt.

a) $cren_4$

*cren*-Hüte . . . . . *100%*
bei (2) 2. Hut in Anlage

b) $cren_3med_1$

*cren*-Hüte . . . . . 5%
Zh $\xrightarrow{st}$ *cren* . . . . . 55%
Zh $\longrightarrow$ *cren* . . . . . 36%

c) $cren_2med_1$

*cren*-Hüte . . . . . 4%
Zh $\xrightarrow{st}$ *cren* . . . . . 12%
Zh $\longrightarrow$ *cren* . . . . . 60%
Zh . . . . . 24%

d) $cren_2med_2$

Zh . . . . . *100%*
(ebenso $cren_1med_1$)

e) $cren_1med_2$

Zh $\xrightarrow{st}$ *med* . . . . . 18%
Zh $\longrightarrow$ *med* . . . . . 45%
Zh . . . . . 37%

f) $cren_1med_3$

Zh $\xrightarrow{st}$ *med* . . . . . 56%
Zh $\longrightarrow$ *med* . . . . . 29%
Zh . . . . . 16%

g) $med_4$

*med*-Hüte . . . . . *100%*
Aufsicht auf Corona superior ($c_s$)

**Abb. 1. Überblick über die Versuchsergebnisse.**
Unter jeder Kombination sind die entstandenen Huttypen und ihre Häufigkeit angegeben (über die absoluten Zahlen siehe Tabelle 1). Abgebildet ist jeweils der in der betreffenden Kombination am häufigsten vorkommende Huttyp. (Vergrößerung 10 bis 12mal). (*Zh* = Zwischenhüte, d. h. die bei den 2kernigen $cren_1med_1$-Transplantate entstehenden Huttypen. Zh $\longrightarrow$ *cren* bzw. $\longrightarrow$ *med* = stärker als Zh nach *cren* bzw. *med* tendierende Zwischenstufen. Zh $\xrightarrow{st}$ *cren* bzw. $\xrightarrow{st}$ *med* = sehr stark nach *cren* bzw. *med* tendierende Zwischenstufen. *cren*- bzw. *med*-Hüte = artreine *cren*- bzw. *med*-Hüte).

Ein Hut zeigte nur ganz schwache Ablenkung gegen *cren*. Er ist in der Abbildung als Zwischenhut aufgeführt. Wenn wir im folgenden als „Durchschnittstyp" der gebildeten Hüte die am häufigsten entstandene Hutform bezeichnen, so entstand demnach bei $cren_3med_1$-Transplantaten als Durchschnittstyp ein Zwischenhut $\xrightarrow{st}$ *cren*.

Bei der nächstfolgenden Kombination, den dreikernigen $cren_2med_1$-Transplantaten, waren von 25 Hüten 15 Zwischenhüte $\longrightarrow$ *cren* (60%, Abb. 1c). Bei diesen waren die Kammern von Anfang an zwischenhutmäßig isoliert. *cren*-mäßig ausgebildete, gespornte Kammerenden fanden sich nur noch selten. In der Regel waren die Kammerenden zugespitzt oder bereits rundlich. Die Kammerform war mehr zwischenhutmäßig als *cren*-mäßig. Drei Hüte waren Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *cren* und sechs Hüte als Zwischenhüte definierbar. Bei einem Hut konnte auch hierbei nicht entschieden werden, ob ein reiner *cren*-Hut vorlag oder ein stark nach *cren* abgelenkter Zwischenhut. Es ergibt sich somit, daß der bei $cren_2$-$med_1$-Transplantaten entstehende Durchschnittstyp ein Zwischenhut $\longrightarrow$ *cren* ist. Diese Ergebnisse stimmen mit denen von HÄMMERLING (1946a) überein.

Von besonderem Interesse sind die $cren_2med_2$-Transplantate (Abb. 1d). Bei diesen liegt dasselbe *cren : med*-Kernverhältnis wie bei $cren_1med_1$-Transplantaten vor. Der Vergleich beider Kombinationen ergab, daß Unterschiede in der Hutform nicht bestehen. In beiden Kombinationen entstanden ausschließlich „Zwischenhüte" mit spornlosen, meist runden Kammerenden. Die früh einsetzende Kammerisolierung beruht auf Umständen, die bei den Einzelmerkmalen (S. 122) beschrieben werden sollen (vgl. auch HÄMMERLING 1943b, BETH 1943c).

Bei der anschließenden Kombination $cren_1med_2$ waren von 27 Hüten 12 Hüte (45%) durch stark gedrungene Kammern und *einzelne med*-artig verbundene Kammern als Zwischenhüte $\longrightarrow$ *med* definierbar (Abb. 1e). Fünf Hüte waren Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *med*. Sie waren durch häufiger auftretende, *med*-mäßige Kammerverbindungen zu Kammergruppen ausgezeichnet und deutlich von dem schwächer nach *med* tendierenden Huttyp zu unterscheiden. 10 Hüte (37%) waren von Zwischenhüten nicht zu unterscheiden. Es ergibt sich hieraus, daß bei dieser Kombination als Durchschnittstyp ein Zwischenhut $\longrightarrow$ *med*, aber auch ein „Zwischenhut" gebildet werden kann. Trotzdem ist infolge der in dieser Kombination erstmalig auftretenden Zwischenhüte $\longrightarrow$ *med* und der ebenfalls entstehenden Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *med* klar, daß die Ablenkung gegen *med* deutlich stärker ist als in den vorhergegangenen Kombinationen, aber schwächer als in der nun folgenden $cren_1med_3$-Kombination.

Bei dieser waren von 31 definierbaren Hüten 17 Zwischenhüte $\xrightarrow{ts}$ *med* (55%, Abb. 1f). Neun Hüte waren Zwischenhüte $\longrightarrow$ *med* und

5 Hüte — in der Abbildung als Zwischenhüte aufgeführt — zeigten durch breitrunde und gestauchte Kammeranlagen eine sehr schwache Ablenkung gegen *med*. Der Durchschnittstyp der $cren_1med_3$-Transplantate ist demnach ein Zwischenhut $\xrightarrow{st}$ *med*. Hüte, die als reine, typische *med*-Hüte hätten bezeichnet werden können, wurden in dieser Kombination nicht gefunden, jedoch ähnelten mehrere Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *med* atypisch ausgebildeten *med*-Hüten, wie sie auch bei artreinen *med*-Systemen vorkommen können.

Schon die im Vorhergehenden herausgestellten Maxima der bei den verschiedenen Kombinationen entstehenden Huttypen zeigen, daß eine Übergangsreihe von *cren* nach *med* vorliegt. Diese wird vollends gleitend, wenn die in den einzelnen Kombinationen außerdem auftretenden, von dem Haupttyp etwas abweichenden Hüte dazu genommen werden. Es sei hierzu noch einmal auf Abb. 1 verwiesen. Es kann demnach keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Ursache für diese Übergangsreihe in dem jeweilig vorliegenden *Zahlenverhältnis der artverschiedenen Kerne* liegt. Auch die Deutungen über die Art der Kernwirkung lassen sich ohne Schwierigkeiten auf die vorliegenden Ergebnisse anwenden: Daß in den Transplantaten kernabhängige Gestaltungsstoffe gemeinsam wirken und daß die entstehenden Hutformen von ihrem Mengenverhältnis abhängen.

Darüber, ob diese Substanzen nur mit dem stets vorhandenen Cytoplasma der eigenen Art zu reagieren vermögen oder auch mit dem der anderen Art, können mehrkernige Transplantate keine Auskunft geben. Jedoch stehen die hier geschilderten neuen Befunde nicht in Widerspruch mit der zweiten Deutungsmöglichkeit, die nach den Ergebnissen an einkernigen, artverschiedenen Transplantaten als die wahrscheinlichere erscheint (HÄMMERLING 1943b, 1946b, 1953, BETH 1943c).

*2. Prüfung der Prävalenz der cren- oder med-Wirkung an Einzelmerkmalen.*

Die Hüte der Ausgangsarten *Acetabularia crenulata* und *Acetabularia mediterranea* unterscheiden sich eindeutig in Einzelmerkmalen wie Hutanlage, Kammerform, Kammerzahl, Haarform, Haarzahl und Kerbung der Coronae. HÄMMERLING (1943b) fand, wie schon erwähnt, an den Zwischenhüten zweikerniger Transplantate und den hier nicht näher interessierenden einkernigen, artverschiedenen Transplantaten, daß deren Einzelmerkmale teils mehr nach *cren*, teils mehr nach *med* tendierten (für *Acic-med*-Transplantate vgl. BETH 1943c). Hüte der dreikernigen $cren_2$-$med_1$-Kombination wurden nicht eingehend auf Einzelmerkmale geprüft. Es war daher notwendig, zu ermitteln, ob auch bei den Zwischenstufen der drei- und vierkernigen Transplantate „Prävalenzen" in Richtung *cren* oder *med* festzustellen waren und ob sich auch hierfür feste, im Sinne einer Übergangsreihe geltende Regeln finden ließen.

Für die Prüfung der Einzelmerkmale wurden die Hüte in 10%iger, wäßriger Kalilauge 5 Min bei 80° C erwärmt, dann mit öfter gewechseltem Wasser ausgewaschen, in Glyzerin eingebettet und falls notwendig, mit feinen Nadeln in einzelne Kammern oder Kammergruppen zerzupft.

**a) Anlage der Hüte.** Die Primäranlagen von Hüten beider Arten sind regelmäßig und in gleicher Höhe angeordnet (Abb. 2a und b). Sie sind jedoch in folgenden Eigenschaften unterschieden: *cren*-Anlagen sind größer als die von *med*. Sie sind außerdem durch ihr Breiten-

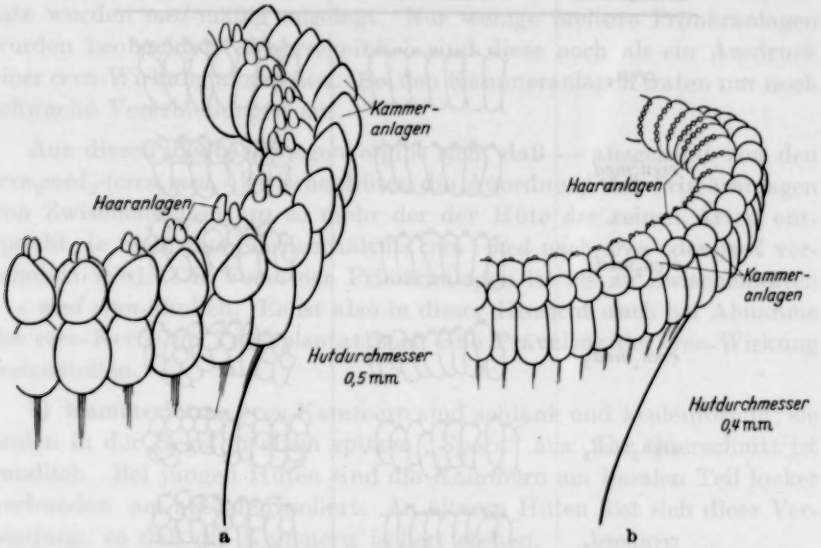


Abb. 2a u. b. Anordnung der Primär- und Kammeranlagen bei *cren* (a) und *med* (b).

Längen Verhältnis unterschieden. Bei *cren* ist dieses zugunsten der Breite verschoben, bei *med* zugunsten der Länge.

In Abb. 3 sind Ausschnitte der bei den verschiedenen Transplantatgruppen auftretenden, charakteristischen primären Hutanlagen zusammengestellt. Die Abbildungen beziehen sich auf Hüte vom Durchmesser 0,3—0,5 mm, bei denen noch keine Kammeranlagen erkennbar waren (Spalte 1).

Die in Spalte 2 dargestellten Primäranlagen mit Kammeranlagen beziehen sich auf etwas ältere Hüte (Durchmesser 0,6—0,8 mm). Es ergibt sich hieraus, daß auch die Kammeranlagen der artreinen Hüte in gleicher Höhe angeordnet sind. Alle Abbildungen stammen von den bei den einzelnen Transplantatgruppen entstandenen Durchschnittstypen. Diese Untersuchungen erfolgten im Gegensatz zu den weiteren Prüfungen an Hüten lebender Transplantate.

Primäre Hutanlagen von Zwischenhüten $\xrightarrow{st}$ *cren* der $cren_3med_1$-Transplantate waren von reinen *cren*-Anlagen nicht zu unterscheiden. Erst zum Zeitpunkt der Kammeranlage traten ganz vereinzelt schwach

gegeneinander verschobene Kammeranlagen auf. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird dadurch die frühzeitige Kammerisolierung bei Zwischenhüten $\xrightarrow{st}$ *cren* bedingt.

Bei der Anlage der Zwischenhüte $\longrightarrow$ *cren* der $cren_2med_1$-Kombination fanden sich nur ab und zu leichte Verschiebungen der Primär- und

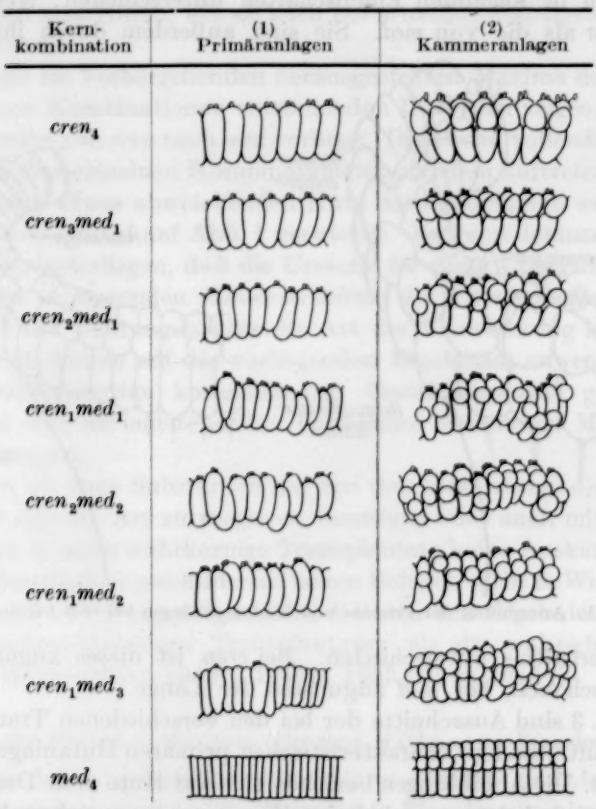


Abb. 3. Übersicht über Primär- und Kammeranlagen von Hüten der verschiedenen Transplantatgruppen (die Abbildungen stammen nur von Hüten, die den Durchschnittstyp darstellen).

Kammeranlagen. Die Anlagen selbst waren in ihrer Form sehr *cren*-mäßig, lagen aber deutlich nicht mehr in einer Ebene wie bei reinen *cren*-Hüten. Starke Verschiebungen, sowohl der Primär- als auch der Kammeranlagen traten bei $cren_2med_2$-Zwischenhüten auf. In ihrem Bau und ihrer Anordnung unterschieden sie sich nicht von Anlagen der $cren_1med_1$-Transplantate. Wie schon HÄMMERLING (1943b) betont hat, haben diese Verschiebungen zur Folge, daß die Kammern dieser Hüte von Anfang an isoliert sind.

Bei $cren_1med_2$-Transplantaten waren die Anlagen der Zwischenhüte entsprechend den $cren_1med_1$-Anlagen angeordnet. Die in der Abbildung wiedergegebenen Anlagen der Zwischenhüte → *med* zeigten beinahe regelmäßige Anordnung. Auftretende Verschiebungen waren weit geringer als in der vorangehenden Kombination.

Bis einschließlich dieser Kombination waren die Primäranlagen deutlich *cren*-artig. Erst die Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *med* der $cren_1med_3$-Transplantate wurden *med*-mäßig angelegt. Nur wenige breitere Primäranlagen wurden beobachtet. Wahrscheinlich sind diese noch als ein Ausdruck einer *cren*-Wirkung anzusehen. Bei den Kammeranlagen traten nur noch schwache Verschiebungen auf.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß — ausgehend von den $cren_2med_2$-($cren_1med_1$-)Zwischenhüten die Anordnung der Primäranlagen von Zwischenstufen um so mehr der der Hüte der reinen Arten entspricht, je mehr das Kernverhältnis *cren* : *med* nach *cren* oder *med* verschoben wird. Die Form der Primäranlagen ist bis zu Zwischenhüten → *med cren*-ähnlich. Es ist also in dieser Hinsicht auch bei Abnahme der *cren*-Kerne im Transplantat noch eine Prävalenz der *cren*-Wirkung festzustellen.

**b) Kammerform.** *cren*-Kammern sind schlank und keulenförmig; sie laufen in der Regel in einen spitzen „*Sporn*" aus. Ihr Querschnitt ist rundlich. Bei jungen Hüten sind die Kammern am basalen Teil locker verbunden, am apikalen isoliert. An älteren Hüten löst sich diese Verbindung, so daß die Kammern isoliert stehen.

*med*-Kammern sind, wie bereits geschildert, von *cren*-Kammern besonders dadurch unterschieden, daß sie in der Regel fest miteinander verwachsen sind und nie einen Sporn tragen. Sie sind keilförmig und ihr Querschnitt ist abgeflacht (vgl. HÄMMERLING 1943a, 1943b).

Aus Tabelle 2, welche die Form der Kammerenden und ihre Verteilung für die verschiedenen Transplantatgruppen zeigt, ergibt sich, daß von $cren_4$ nach $cren_2med_1$ eine Abnahme der Ausprägung gespornter Kammerenden erfolgt. Von $cren_2med_2$ an unterbleibt die Ausbildung von Spornen überhaupt. Die für *med* charakteristischen Kammerverbindungen (s. letzte Spalte) traten jedoch erstmals bei $cren_1med_2$ auf und nahmen bei $cren_1med_3$ zu.

Man findet also hinsichtlich der Spornausprägung, daß die *med*-Wirkung stark prävalent ist. Hinsichtlich der *med*-artigen Kammerverbindungen ist jedoch eine *med*-Wirkung erst von $cren_1med_2$ an zu bemerken. Da bei Zwischenhüten die Primäranlagen von Anfang an verschoben sind, ist eine Aussage darüber, welcher Prävalenzgrad vorliegt, nicht möglich.

Tabelle 2. *Form der Kammerenden und ihre Verteilung bei den verschiedenen Transplantatgruppen.*

| Kern-kombination | Zahl unter-suchter Trans-plantate | Zahl unter-suchter Hüte | Zahl unter-suchter Kammern | ⋀ | ∧ | ⋀ | ⋂ | ⋒ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Verteilung der Form der Kammerenden in % | | | | |
| $cren_4$ . . . | 19 | 28 | >1000 | 100 | — | — | — | — |
| $cren_3med_1$ . . | 19 | 28 | 1127 | 40,9 | 23,7 | 13,7 | 21,7 | — |
| $cren_2med_1$ . | 13 | 17 | 663 | 11,9 | 15,9 | 20,7 | 51,5 | — |
| $cren_2med_2$ [1] . | 23 | 25 | 1082 | — | 0,1 | 14,3 | 85,4 | — |
| $cren_1med_2$ . | 16 | 19 | 723 | — | — | 1,4 | 91,6 | 8,0 |
| $cren_1med_3$ . . | 19 | 25 | 1153 | — | — | — | 69,8 | 30,2 |
| $med_4$ . . . | 14 | 16 | >1000 | — | — | — | — | 100 |

[1] $cren_1med_1$ verhielt sich entsprechend (vgl. auch HÄMMERLING 1943b).

**c) Kammerzahlen.** *cren*-Hüte unterscheiden sich weiter von *med*-Hüten durch ihre verschiedene Kammerzahl, also ebenfalls wie die anschließend zu besprechenden Haarzahlen, durch quantitative Unterschiede: *cren*-Hüte haben weit weniger Kammern als *med*-Hüte.

In Tabelle 3 sind die Kammerzahlen der Hüte der verschiedenen Transplantatgruppen zusammengestellt. Statistisch gesicherte Unterschiede in der Kammerzahl gegenüber $cren_4$ ergaben sich erst von den $cren_2med_2$-Transplantaten an. Es zeigte sich weiter, daß zwar die

Tabelle 3. *Überblick über die Kammerzahlen der ersten Hüte der verschiedenen Kernkombinationen.*

| Kern-kombination | Zahl untersuchter Trans-plantate | Zahl untersuchter 1. Hüte | Kammerzahlen | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Extreme | | $M \pm 3\,m$ [1] |
| | | | Mini-mum | Maxi-mum | |
| $cren_4$ . . . | 19 | 28 | 25 | 48 | $37{,}8 \pm 3{,}5$ |
| $cren_3med_1$ . . | 19 | 28 | 29 | 52 | $40{,}6 \pm 3{,}0$ |
| $cren_2med_1$ . | 13 | 17 | 30 | 45 | $39{,}6 \pm 2{,}9$ |
| $cren_2med_2$ . . | 23 | 25 | 36 | 57 | $43{,}4 \pm 2{,}7$ |
| $cren_1med_2$ . | 16 | 20 | 38 | 56 | $46{,}5 \pm 3{,}3$ |
| $cren_1med_3$ . . | 19 | 25 | 42 | 61 | $52{,}5 \pm 2{,}6$ |
| $med_4$ . . . | 14 | 16 | 70 | 96 | $83{,}3 \pm 6{,}5$ |

[1] Mittelwert ± 3facher mittlerer Fehler.

Kammerzahlen um so höher wurden, je höher die *med*-Kernzahl im Transplantat gegenüber *cren* anstieg, daß aber sogar die Kammerzahlen von $cren_1med_3$ noch näher an *cren* als an *med* liegen. Die *cren*-Kernwirkung ist also wesentlich stärker als die *med*-Kernwirkung.

**d) Zahl der Haaranlagen.** Die Zahl der Haaranlagen auf der *Corona superior* ist zwischen *cren* und *med* verschieden: *cren* hat die geringere Haarzahl (vgl. HÄMMERLING 1943b).

Bei der Untersuchung auf die Haarzahlen fanden sich auch Coronae, bei denen keine Haaranlagen festgestellt werden konnten. Ob die Haaranlagen bei der Prüfung nur verdeckt lagen, oder ob sie wirklich fehlten, muß dahingestellt bleiben. Ebenso war es nicht immer ganz sicher, ob die Fälle mit einem Haar nicht womöglich zum Teil zwei Haare besessen hatten.

Aus Tabelle 4 ergibt sich, daß mit der Erhöhung des *med*-Anteiles im Transplantat die Zahl der Haaranlagen pro Corona superior vermehrt

Tabelle 4. *Übersicht über die Zahl der Haaranlagen bei den verschiedenen Transplantatgruppen.*

| Kernkombination | Zahl untersuchter Transplantate | Zahl untersuchter Hüte | Zahl untersuchter Coronae | Haarzahlen | | | | | | | $M \pm 3\,m$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | 0[1] | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | |
| $cren_4$ . . | 13 | 20 | 669 | 5 | 5 | 652 | 7 | — | — | — | $1{,}99 \pm 0{,}01$ |
| $cren_3med_1$ | 19 | 26 | 722 | 7 | 8 | 681 | 25 | 1 | — | — | $2{,}01 \pm 0{,}01$ |
| $cren_2med_1$ | 13 | 16 | 427 | 3 | 11 | 394 | 18 | 1 | — | — | $2{,}01 \pm 0{,}04$ |
| $cren_2med_2$ | 18 | 20 | 598 | 1 | 7 | 448 | 136 | 6 | — | — | $2{,}23 \pm 0{,}06$ |
| $cren_1med_2$ | 14 | 19 | 647 | — | 4 | 273 | 353 | 17 | — | — | $2{,}59 \pm 0{,}06$ |
| $cren_1med_3$ | 19 | 25 | 612 | — | 7 | 100 | 374 | 113 | 18 | — | $3{,}06 \pm 0{,}09$ |
| $med_4$ . . | 9 | 10 | 839 | — | — | 33 | 567 | 191 | 39 | 9 | $3{,}31 \pm 0{,}06$ |

[1] Siehe Text.

wird. Auch hierbei ist eine stärkere Ablenkung gegen *cren* zu finden. Jedoch ist die Prävalenz von *cren* geringer als bei den Kammerzahlen.

**e) Form, Anordnung und Größe der Haaranlagen.** Bei *cren* ist in der Regel — soferne zwei Haare vorhanden sind — das innere Basalhaar länger als das äußere. Bei *med*-Haaranlagen wurden Längenunterschiede nicht festgestellt. *cren*-Haaranlagen sind lanzettlich gebaut, *med*-Haaranlagen rundlich. Auch unterscheiden sich *cren*-Haare von *med*-Haaren durch ihre Größe: *cren*-Haare sind bedeutend größer als *med*-Haare. Wie aus Tabelle 5 zu ersehen ist, traten bei verschiedenen Transplantatgruppen Haarformen auf, die sich sowohl von *cren*-Haaranlagen als auch von *med*-Haaren durch ihre Größe und Form unterschieden. Durch ihr häufiges Vorkommen bei Zwischenhüten

Tabelle 5. *Form der Haaranlagen und ihre Verteilung bei den verschiedenen Transplantatgruppen.* Untersuchung an gleich alten Hüten.

| Kernkombination | Haarformen und ihre Verteilung | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | |
| $cren_4$ . . . | + | + | — | — | — |
| $cren_3med_1$ . | + | + | — | — | — |
| $cren_2med_1$ . | + | + | + | + | — |
| $cren_2med_2$ . . | + | + | + | + | — |
| $cren_1med_2$ . | + | + | + | + | — |
| $cren_1med_3$ . . | + | + | + | + | + |
| $med_4$ . . . | — | — | — | — | + |

der Kombinationen $cren_2med_1$ bis $cren_1med_3$ könnte auf eine intermediäre Ausprägung zwischen *cren* und *med* geschlossen werden.

Die *Anordnung* dieser Haaranlagen ist selbst bei $cren_1med_3$ noch zum Teil *cren*-ähnlich, so daß in dieser Hinsicht auch auf eine Prävalenz von *cren* geschlossen werden kann. Hinsichtlich der Länge der Haaranlagen scheinen sich *cren*- und *med*-Wirkung ungefähr die Waage zu halten. Genaue Messungen der *Haarlängen* zu unternehmen ist insofern erschwert, als Hüte genau gleichen Entwicklungszustandes untersucht werden müßten. Auf jeden Fall finden sich aber deutliche Übergänge auch bei diesen Merkmal von *cren* nach *med*.

**f) Kerbung der Coronae.** *cren*-Coronae sind gekerbt. Die Kerbung ist verschieden nach *Häufigkeit* und *Grad*. *med*-Coronae sind in der Regel nicht gekerbt (vgl. HÄMMERLING 1943a, 1943b).

Bei *med* fanden sich in sehr seltenen Fällen leichte Einbuchtungen. Sie wurden als Kerbung gewertet, obwohl sie wahrscheinlich *keine* Kerbungen darstellten.

*Häufigkeit der Kerbung der Coronae.* Aus den Tabellen 6 und 7 ergibt sich eine deutliche Abnahme der Kerbungshäufigkeit mit der Erhöhung des *med*-Anteiles im Transplantat. Dies gilt sowohl für die Kerbungshäufigkeit der *Corona inferior* als auch der *Corona superior*.

Tabelle 6. *Überblick über die Häufigkeit der Kerbung der Corona inferior.*

| Kernkombination | Zahl untersuchter Transplantate | Zahl untersuchter 1. Hüte | Zahl untersuchter Coronae | Kerbung | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | ohne | mit | % ± 3 *m* |
| $cren_4$ . . . | 14 | 23 | 858 | 91 | 467 | 89,4 ± 3,2 |
| $cren_3med_1$ . . | 18 | 24 | 790 | 137 | 653 | 82,6 ± 4,1 |
| $cren_2med_1$ . | 13 | 17 | 483 | 89 | 394 | 81,6 ± 5,3 |
| $cren_2med_2$ . . | 17 | 18 | 562 | 351 | 211 | 37,5 ± 6,1 |
| $cren_1med_2$ . | 13 | 17 | 673 | 589 | 84 | 12,5 ± 3,8 |
| $cren_1med_3$ . . | 17 | 24 | 1134 | 1052 | 82 | 7,3 ± 2,3 |
| $med_4$ . . . | 14 | 16 | 1244 | 1243 | 1 | 0,1 ± 0,3 |

Tabelle 7. *Überblick über die Kerbungshäufigkeit der Corona superior.*

| Kernkombination | Zahl untersuchter Transplantate | Zahl untersuchter 1. Hüte | Zahl untersuchter Coronae | Kerbung | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | ohne | mit | % ± 3 *m* |
| $cren_4$ . . . | 14 | 23 | 741 | 355 | 386 | 52,2 ± 5,5 |
| $cren_3med_1$ . . | 18 | 24 | 662 | 471 | 191 | 24,2 ± 5,1 |
| $cren_2med_1$ . | 13 | 17 | 421 | 345 | 76 | 18,0 ± 5,6 |
| $cren_2med_2$ . . | 17 | 18 | 511 | 449 | 62 | 12,1 ± 4,3 |
| $cren_1med_2$ . | 13 | 17 | 644 | 576 | 68 | 10,5 ± 3,6 |
| $cren_1med_3$ . . | 17 | 24 | 1227 | 1170 | 57 | 4,6 ± 1,8 |
| $med_4$ . . . | 14 | 16 | 1244 | 1238 | 6 | 0,5 ± 1,9 |

Bis zu $cren_2med_1$ finden wir hinsichtlich der *Corona inferior* eine sehr schwache Abnahme der Kerbungshäufigkeit mit *cren*-Prävalenz. Von hier ab erfolgt nach $cren_2med_2$ und von dort nach $cren_1med_2$ aber ein sprunghaftes Absinken und damit eine Verstärkung des *med*-Einflusses.

Bei der *Corona superior* erfolgt die Erniedrigung bereits von $cren_3med_1$ an und zeigt keine Sprünge, so daß sich im ganzen für die Kerbungshäufigkeit der Corona superior starke *med*-Prävalenz ergibt. Corona inferior und Corona superior verhalten sich als hinsichtlich des gleichen Merkmales durchaus ungleichsinnig.

*Grad der Kerbung der Coronae* (Tabellen 8 und 9). Hierbei findet man bei der *Corona inferior* eine *cren*-Prävalenz bei $cren_3med_1$ und $cren_2med_1$. Von $cren_2med_2$ mit leichter *med*-Prävalenz an nimmt die *med*-Wirkung derart zu, daß bereits bei $cren_1med_3$ keine starke Kerbung der Coronae mehr zu beobachten ist. Bei der *Corona superior* liegen entsprechende Verhältnisse vor. Hierbei ertreckt sich jedoch das prävalente Verhalten

Tabelle 8. *Kerbungsgrad der Corona inferior.*
Die Anzahl untersuchter Transplantate und Hüte ist Tabelle 6 zu entnehmen.

| Kern-kombination | Anzahl gekerbter Coronae | Stark gekerbte Coronae | Stark gekerbte Coronae % | $T = \frac{D}{\sigma_D}$ [1] |
|---|---|---|---|---|
| $cren_4$ . . . . | 767 | 709 | 92,4 | — |
| $cren_3med_1$ . . | 653 | 556 | 85,1 | 4,36 |
| $cren_2med_1$ . . | 394 | 336 | 85,3 | 4,10 |
| $cren_2med_2$ . . | 211 | 88 | 41,7 | 16,90 |
| $cren_1med_2$ . . | 84 | 7 | 8,3 | 21,00 |
| $cren_1med_3$ . . | 82 | 0 | 0 | $>3$ |
| $med_4$ . . . . | 1 | 0 | 0 | $>3$ |

[1] Statistische Sicherung nach dem T-Verfahren gegen $cren_4$.

Tabelle 9. *Kerbungsgrad der Corona superior.*
Die Anzahl untersuchter Transplantate und Hüte ist Tabelle 7 zu entnehmen.

| Kern-kombination | Anzahl gekerbter Coronae | Stark gekerbte Coronae | Stark gekerbte Coronae % | $T = \frac{D}{\sigma_D}$ [1] |
|---|---|---|---|---|
| $cren_4$ . . . . | 386 | 210 | 54,4 | — |
| $cren_3med_1$ . . | 191 | 108 | 56,5 | 0,48 |
| $cren_2med_1$ . . | 76 | 31 | 40,7 | 2,16 |
| $cren_2med_2$ . . | 62 | 22 | 35,5 | 2,77 |
| $cren_1med_2$ . . | 68 | 0 | 0 | 8,25 |
| $cren_1med_3$ . . | 57 | 0 | 0 | $>3$ |
| $med_4$ . . . . | 6 | 0 | 0 | $>3$ |

[1] Statistische Sicherungen nach dem T-Verfahren gegen $cren_4$.

von *cren* bis zur $cren_2med_2$-Kombination. Von $cren_1med_2$ an gegen *med* ist eine starke Kerbung der Coronae unterblieben. Auch bei diesem Merkmal ist das sprunghafte Abnehmen besonders von $cren_2med_2$ nach $cren_1med_2$ bemerkenswert.

In den vorstehenden Untersuchungen an Einzelmerkmalen von Hüten der verschiedenen Transplantatgruppen zeigte sich teils *cren*- teils *med*-Prävalenz. Um hierüber einen Überblick zu geben, seien die Ergebnisse in Tabelle 10 zusammengefaßt. Es geht hieraus deutlich hervor, daß

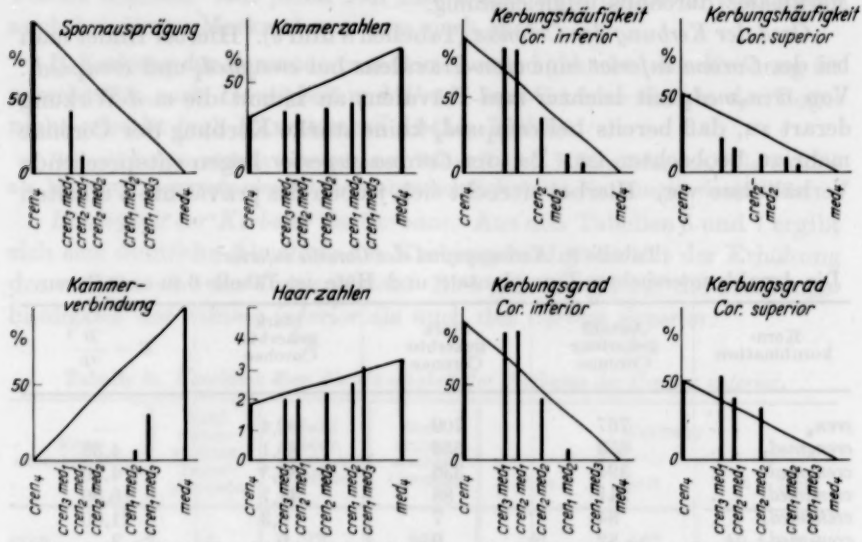


Abb. 4. Graphische Darstellung der Prävalenzgrade bei verschiedenen Einzelmerkmalen. ——— „Theoretische Ablenkung".

Tabelle 10. *Überblick über die Ergebnisse der Untersuchungen der Einzelmerkmale.* $c$ = *cren*-mäßig; $i_c$ = intermediär mit *cren*-Prävalenz; $i$ = intermediär; $i_m$ = intermediär mit *med*-Prävalenz; $m$ = *med*-mäßig; ? = fragliche Einordnung.

| Kern-kombination | Einzelmerkmale | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Hut-anlagen | | Haarformen | Haarstellung | Sporenausprägung | Kammer-verbindung | Kammerzahlen | Haarzahlen | Kerbung der Cor. inf. | | Kerbung der Cor sup. | |
| | Anordnung | Form | | | | | | | Häufigkeit | Grad | Häufigkeit | Grad |
| $cren_4$ . . . | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ |
| $cren_3med_1$ . | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $i_c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $i_m$ | $c$ | $c$ |
| $cren_2med_1$ . | $i$? | $c$ | $c$—$i$? | $c$ | $i_c$—$i$ | $c$ | $c$ | $c$ | $c$ | $i_m$ | $c$ | $c$ |
| $cren_2med_2$ . | $i$ | $c$—$i$ | $c$—$i$? | $c$ | $m$ | $c$ | $i_c$ | $i_c$ | $i$ | $i$ | $i_m$ | $i_c$ |
| $cren_1med_2$ . | $i$? | $c$—$i$ | $c$—$i$? | $c$ | $m$ | $c$—$i_m$ | $i_c$ | $i_c$ | $i_m$ | $i_m$ | $i_m$ | $m$ |
| $cren_1med_2$ . | $i_m$ | $c$—$m$ | $c$—$i$ ?—$m$ | $c$—$m$ | $m$ | $c$—$i_m$ | $i_c$ | $i_m$ | $i_m$ | $i_m$ | $m$ | $m$ |
| $med_4$ . . . | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ | $m$ |

*cren*-Eigenschaften im allgemeinen bedeutend stärker zum Ausdruck kommen als die von *med*. Die Prävalenzgrade lassen sich insbesondere an den zahlenmäßig erfaßten Merkmalen veranschaulichen, wenn wir die „theoretische" mit der „gefundenen" Abweichung vergleichen (Abb. 4). Daraus ist ersichtlich, daß Fälle intermediären Verhaltens, also Fälle bei denen die gefundene Ablenkung mit der „theoretischen Ablenkung" übereinstimmt, äußerst selten sind.

### *3. Gestalt der Folgehüte.*

Die Untersuchungen über die Gestalt der auf den ersten Hut folgenden Hüte erfolgten an den für die Prüfung der Fähigkeit zur Cystenbildung angelegten Transplantatgruppen $cren_3med_1$, $cren_1med_1$ und $cren_1med_3$. Die dabei erhaltenen Ergebnisse sind aus Tabelle 11 zu entnehmen.

Tabelle 11. *Überblick über Form und Zahl der Folgehüte.*

| Kernkombination | Anzahl geprüfter Transplantate | Anzahl geprüfter Regenerate | Zahl entstandener definierbarer Hüte | Entstandene Hutformen | Hutzahl/Regenerat | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | Minimum | Maximum | $M \pm 3\,m$ [1] |
| $cren_3med_1$ . | 20 | 34 | 136 | 105 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *cren* | | | |
| | | | | 27 *cren* | 1 | 10 | $4{,}0 \pm 1{,}4$ |
| $cren_1med_1$ . | 20 | 25 | 61 | 61 *Zh* | 1 | 7 | $2{,}4 \pm 1{,}0$ |
| $cren_1med_3$ . | 23 | 23 | 41 | 38 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med* | 1 | 3 | $1{,}8 \pm 0{,}3$ |

[1] Mittelwert $\pm$ 3facher mittlerer Fehler.

Bei den $cren_1med_1$-Transplantaten entstanden stets Zwischenhüte. Abweichungen gegen *cren* oder *med* wurden nicht beobachtet. Die Befunde entsprechen denen von HÄMMERLING (1943b).

Bei $cren_3med_1$ waren von 136 insgesamt gebildeten Hüten 105 als Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *cren* erkennbar. 27 Hüte wurden infolge ihrer *cren*-ähnlichen Kammeranordnung als *cren*-Hüte eingeordnet, 4 Hüte waren nicht definierbar. Es ergibt sich hieraus, daß der Durchschnittstyp der $cren_3med_1$-Kombination zu 79% der gebildeten Hüte erhalten blieb.

An 23 Regeneraten von $cren_1med_3$-Transplantaten waren 41 Hüte entstanden. Von diesen waren 38 Zwischenhüte $\xrightarrow{st}$ *med*, 3 nicht definierbar. Von den 38 Zwischenhüten $\xrightarrow{st}$ *med* waren an 12 Regeneraten als letzte Hüte 12 Hüte deutlich stärker gegen *med* abgelenkte Zwischenhüte. Es läßt sich jedoch nicht entscheiden, ob hierbei eine stärker als normale Ablenkung gegen *med* vorliegt, die durch ein Überwiegen des *cren-med*-Stoffverhältnisses in Richtung *med* bewirkt wird.

Aus diesen Befunden kann geschlossen werden, daß das Mengenverhältnis der „Gestaltungsstoffe" das sich bei der Bildung des ersten Hutes eingestellt hat, auch späterhin ungefähr konstant bleibt.

In diesem Zusammenhange war eine weitere bisher ungeklärte Frage von Interesse: Die Frage nach der Zahl der bei den verschiedenen Kernkombinationen gebildeten Hüte.

*cren* bildet in der Regel mehrere Hüte hintereinander, *med* in der Regel nur einen Hut. Wie sich aus Tabelle 11 zeigt, entspricht die Zahl der gebildeten Hüte bei $cren_3med_1$-Transplantaten mit $4{,}0 \pm 1{,}4$ Hüten je Regenerat dem Verhalten von *cren* weitgehend. Durch Verschieben des *cren-med*-Verhältnisses im Transplantat gegen *med* erfolgt eine Abnahme der mittleren Hutzahl je Regenerat. So nähert sich das Verhalten der $cren_1med_3$-Transplantate mit $1{,}8 \pm 0{,}3$ Hüten je Regenerat deutlich dem Verhalten von *med*. Im ganzen ist aber auch in dieser Hinsicht wohl die *cren*-Eigenschaft prävalent.

### *4. Hutform bei Rhizoidregeneraten.*

Hüte entstehen mitunter auch an zusätzlich austreibenden Rhizoidästen. Solche Fälle geben Gelegenheit, die Durchmischungsfrage weiter zu verfolgen. HÄMMERLING (1943b) fand an zweikernigen Transplantaten keine Unterschiede gegen die Regel. Jedoch können, wie an 18 in unseren Versuchen aufgetretenen Fällen hervorgeht, Abweichungen sich einstellen (Tabelle 12).

Die Abweichung erfolgte stets in Richtung auf den im Rhizoid gelegenen Kern. Diese Befunde lassen sich wohl durch die naheliegende Annahme erklären, daß vom Kern des betreffenden Rhizoides mehr „Gestaltungsstoffe" in das Regenerat gelangten als bei den bisher besprochenen Regeneraten. Hierdurch würde sich das Mengenverhältnis per Gestaltungsstoffe zugunsten der vom benachbarten Kern stammenden Stoffe verschieben. Wie dem auch sei, zeigen die Befunde, daß die

Tabelle 12. *Form der Hüte an Rhizoidregeneraten positiver Transplantate.*

| Kernkombination | Hutbildung an Regenerat von *cren*-Rhizoid | | Hutbildung an Regenerat von *med*-Rhizoid | |
|---|---|---|---|---|
| | Anzahl Transplantate | entstandene Hutformen | Anzahl Transplantate | entstandene Hutformen |
| $cren_3med_1$ . . . . . | 2 | 1 *cren*<br>1 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *cren* | 1 | 1 *Zh* |
| $cren_2med_1$ . . . . . | 1 | 1 *cren* | — | — |
| $cren_2med_2$ . . . . . | 2 | 1 *Zh*<br>1 *Zh* → *cren* | — | — |
| $cren_1med_2$ . . . . . | — | — | 5 | 5 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med*<br>(oder *med*?) |
| $cren_1med_3$ . . . . . | 2 | 2 *Zh* | 5 | 1 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med*<br>4 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med*<br>(oder *med*?) |

Gestaltungsstoffe durch das ganze System des Transplantates hindurch vermischt werden können. Dabei ist es gut verständlich, daß diese Durchmischung nicht immer gleichmäßig ist. Es ist vielmehr erstaunlich, wie relativ gleichmäßig die Durchmischung ist, denn auch in den hier geschilderten Fällen sind ja die von den entfernt liegenden Kernen stammenden Substanzen bis in das betreffende Rhizoid und von diesem in das Regenerat gelangt.

### *5. Hutform bei Kernausfällen.*

Bisher waren „positive" Transplantate besprochen worden, d.h. Transplantate, bei denen nach der Hutbildung ermittelt worden war, daß alle Kerne intakt waren. Bei einer ganzen Reihe von Transplantaten (99) entstanden Hüte, deren Gestalt vom erwarteten Durchschnittstyp abwich. Es fragte sich, ob hier Ausnahmen vorlagen, welche die Deutung, daß die Hutform von der Kernkombination abhängt, unsicher werden ließen. Jedoch wurden gerade diese Abweicher zum Prüfstein der Richtigkeit der Deutung, denn die Prüfung der Regenerationsfähigkeit der abgeschnittenen Rhizoide ergab, daß ein bis mehrere Kerne ausgefallen waren und daß gerade solche Hüte entstanden waren, welche der verbleibenden Kernkombination entsprachen.

Wenn z.B. der *med*-Kern in einem $cren_3med_1$-Transplantat ausgefallen war, lag ein reines *cren*-Transplantat vor. Vier solcher Fälle wurden beobachtet und in allen vier Fällen wurden *cren*-Hüte gebildet. Für weitere Einzelheiten sei auf Tabelle 13 verwiesen. Daraus ist ersichtlich, daß die entstandenen Hüte ganz oder weitgehend der wirklichen Kernkombination entsprechend ausgeprägt wurden.

Tabelle 13. *Hutformen bei Transplantaten mit ausgefallenen Kernen.*

| Angelegte Kernkombination | Anzahl Transplantate mit abweichenden Hüten | Ausfall 1 *cren*-Kern<br>Huttyp | Ausfall 1 *med*-Kern<br>Huttyp | Ausfall 1 *cren*- + 1 *med*-Kern<br>Huttyp | Ausfall 2 *cren*- + 1 *med*-Kerne<br>Huttyp | Ausfall 1 *cren*- + 2 *med*-Kerne<br>Huttyp |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $cren_3med_1$ | 8 | 1 *Zh* → *cren* | 4 *cren* | 2 *cren* | 1 *cren* | — |
| $cren_2med_1$ | 3 | 1 *Zh*[1] | 1 *cren* | 1 *cren* | — | — |
| $cren_2med_2$ | 21 | 2 *Zh*<br>1 *Zh* → *med* | 4 *Zh* → *cren*<br>2 *Zh* | 8 *Zh* | 3 *med* | 3 *cren* |
| $cren_1med_2$ | 28 | 5 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med* +<br>8 *med* | 2 *Zh* | 7 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med* +<br>6 *med* | —<br>— | — |
| $cren_1med_3$ | 39 | 9 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med* +<br>7 *med* | 1 *Zh* | 4 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med* +<br>13 *med* | — | 4 *Zh* $\xrightarrow{st}$ *med* +<br>8 *med* |

[1] Hut war nur kümmerlich, jedoch eindeutig als Zwischenhut zu erkennen; „+" s. Text.

Diejenigen Fälle, in denen nicht völlige Übereinstimmung mit der verbliebenen Kernkombination bestand, sind durch ein „+" gekennzeichnet. Hierbei handelt es sich stets um die Entstehung stark nach *med* abgelenkter Zwischenstufen an Stelle reiner *med*-Hüte. Die Abweichungen waren jedoch sehr gering, so daß diese Hüte wenigstens teilweise als reine, wenn auch nicht typische *med*-Hüte aufgefaßt werden könnten. Zu Bedenken geben diese geringen Abweichungen von der Regel keinen Anlaß, um so weniger als der Zeitpunkt des Absterbens der Kerne unbekannt ist.

Bei $cren_3med_1$ waren acht Transplantate mit Kernausfällen beobachtet worden. Die entstandenen Hüte wurden so ausgeprägt, wie es der verbliebenen Kernkombination nach zu erwarten war. Dasselbe gilt für $cren_2med_1$-Transplantate, von denen drei Transplantate Ausfälle von Kernen hatten. Bei $cren_2med_2$ waren 21 Transplantate mit ausgefallenen Kernen gefunden worden. Hierbei wurden bei einem ausgefallenen *cren*-Kern zwei Zwischenhüte und ein Zwischenhut $\longrightarrow$ *med* gebildet. Beide Huttypen kommen aber auch bei der verbleibenden Kernkombination $cren_1med_2$ vor, weichen also nicht von der Regel ab. Weiter waren von 28 als $cren_1med_2$ angelegten Transplantaten Kerne ausgefallen. Hierbei fanden sich bei Ausfall eines *cren*-Kernes neben acht *med*-Hüten fünf stark nach *med* abgelenkte Zwischenstufen. Auch beim Ausfall eines *cren*- und eines *med*-Kernes traten neben sechs *med*-Hüten sieben Zwischenhüte $\overset{st}{\longrightarrow}$ *med* auf. Bei $cren_1med_3$ waren 39 Transplantate mit ausgefallenen Kernen gefunden worden. Die hier gefundenen Zwischenhüte $\overset{st}{\longrightarrow}$ *med* beim Ausfall eines *cren*-Kernes, beim Ausfall von einem *cren*- und einem *med*-Kern, sowie beim Ausfall von einem *cren*- und zwei *med*-Kernen erklären sich, ebenso wie die Zwischenhüte $\overset{st}{\longrightarrow}$ *med* der vorangegangenen Kombination durch die bereits oben geschilderte Annahme, so daß sie keine Ausnahmen darstellen.

*Somit bilden die scheinbaren „Abweicher" eine Bestätigung der engen Beziehungen zwischen Kernkombination und dem Grad der Zwischenstufen.*

### *6. Form der Hüte an kernlosen Teilen von mehrkernigen Transplantaten.*

Kernlose Teile wurden durch Abschnüren der Regenerate von den Transplantaten hergestellt (Abb. 5, vgl. BETH 1953a). Die abgeschnürten kernlosen Teile waren ungefähr gleich lang (10 mm). Nach der Abtrennung der Regenerate wurden die Transplantate in ihre kernhaltigen Komponenten zerschnitten und deren Regenerationsfähigkeit geprüft. „Positive Regenerate" waren Regenerate, deren kernhaltige Komponenten nach dem Abschneiden einen typischen Hut regenerierten. Die Regenerate hatten zum Zeitpunkt der Abschnürung einen „Hut in Anlage" (Durchmesser 0,5—1 mm). Für den Vergleich der untersuchten kernlosen Teile wurde das Stadium „Hut in Anlage" als ein allen kernlosen Teilen entsprechender physiologischer Zustand angenommen. Als definierbar wurden Hüte bezeichnet, die so weit auswuchsen, daß eine Zuordnung zu einem Huttyp erfolgen konnte. Eine genauere Klassifizierung von Zwischenstufen, die bei kernlosen Teilen gebildet wurden, erfolgte nicht. Wir begnügten uns mit den Bezeichnungen „Zwischenhut $\longrightarrow$ *cren*, Zwischenhut und Zwischenhut $\longrightarrow$ *med*."

**a) Ausprägung des ersten bereits angelegten Hutes.** Eine definierbare Ausprägung des ersten, bei der Amputation gerade angelegten und auswachsenden Hutes erfolgte bei kernlosen Teilen von $cren_1$, $cren_4$, $med_1$ und $med_4$ zu etwa 72—89% (Tabelle 14), und zwar als *cren*- bzw. *med*-Hüte. Der Rest blieb als Kümmerhüte nicht definierbar. Von 7 $cren_3med_1$-Teilen hatten drei Zwischenhüte → *cren* gebildet, vier waren nicht definierbar, zeigten jedoch *cren*-Eigenschaften. Bei $cren_1med_1$ wurden nur Zwischenhüte gebildet (von 31 Teilen 20 — entsprechend 65%) ebenso von $cren_2med_2$-Teilen (von 9 Teilen 6 — entsprechend 67%). Bei $cren_1med_3$ wurden von 15 Teilen zwei definierbare Hüte gebildet. Von diesen war einer ein Zwischenhut → *med*, einer ein *med*-Hut. Der Rest blieb auf dem Anlagestadium stehen und wurde durchwachsen.

**b) Neubildung von Hüten.** Bei einer Reihe von kernlosen Teilen wuchs der Stiel über den bei der Amputation gerade angelegten Hut hinaus. Dabei konnten weitere Hüte gebildet werden bzw. diese Hüte entstanden an der Abschnürungsstelle — nachdem diese vom Abschnürmaterial befreit war — als Heteromorphosen.

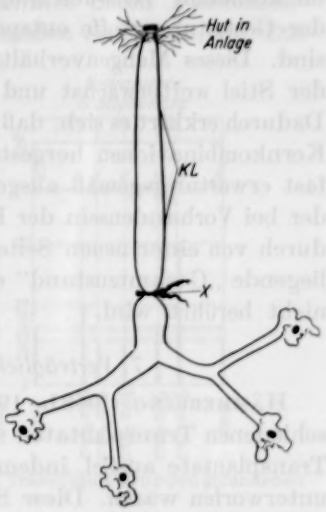

Abb. 5. Kernloses Teilstück eines mehrkernigen Transplantates (KL). × Abschnürstelle.

Neugebildete Hüte von $cren_1$- und $cren_4$-Teilen waren zu 45 bzw. 40% als *cren*-Hüte definierbar (Tabelle 14). Bei den $cren_3med_1$-Teilen waren als Zwischenhüte mit *cren*-Ablenkung zwei Hüte erkennbar, zwei weitere Hüte waren nicht definierbar. Bei $cren_1med_1$-Teilen waren 14 Hüte neugebildet worden.

Tabelle 14. *Ausprägung der ersten, angelegten Hüte und Neubildung von Hüten an kernlosen Teilen mehrkerniger Transplantate.*

| Kernlose Teile der Kombination | Anzahl positiver Regenerate | 1. Hüte | | | Neugebildete Hüte | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | nicht definierbar | definierbar | Hutform | nicht definierbar | definierbar | Hutform |
| $cren_1$ . . . | 13 | 3 | 10 | *cren* | 5 | 4 | *cren* |
| $cren_4$ . . . | 7 | 2 | 5 | *cren* | 3 | 2 | *cren* |
| $cren_3med_1$ . | 7 | 4 | 3 | *Zh* → *cren* | 2 | 2 | *Zh* → *cren* |
| $cren_1med_1$ . | 31 | 11 | 20 | *Zh* | 12 | 2 | *Zh* |
| $cren_2med_2$ . | 9 | 3 | 6 | *Zh* | 3 | 1 | *Zh* |
| $cren_1med_3$ . | 15 | 13 | 2 | 1Zh → med | 6 | 1 | *Zh* → *med* |
| $med_1$ . . . | 16 | 4 | 12 | *med* | 1 | 2 | *med* |
| $med_4$. . . . | 18 | 2 | 16 | *med* | 1 | 2 | *med* |

Jedoch waren waren lediglich zwei, und zwar als Zwischenhüte definierbar und von vier neugebildeten Hüten an $cren_2med_2$-Teilen einer. Von 7 Hüten der $cren_1med_3$-Teile war einer ein Zwischenhut → *med*. $med_1$- und $med_4$-Teile bildeten meist *med*-mäßig gebaute Hüte, und zwar als Heteromorphosen.

Aus diesen Befunden an kernlosen Teilen von mehrkernigen, artverschiedenen Transplantaten ergibt sich somit, daß die von den Kernen produzierten Gestaltungsstoffe in einem relativ bestimmten Verhältnis im kernlosen Teilstück *gespeichert* vorliegen und eine dem Verhältnis der Gestaltungsstoffe entsprechende Formbildung auszulösen imstande sind. Dieses Mengenverhältnis bleibt weitgehend auch erhalten, wenn der Stiel weiterwächst und anschließend neue Hüte gebildet werden. Dadurch erklärt es sich, daß bei kernlosen Teilen, die von den jeweiligen Kernkombinationen hergestellt wurden, auch die neugebildeten Hüte fast erwartungsgemäß ausgeprägt wurden, d.h. dem Typ entsprachen, der bei Vorhandensein der Kerne entstanden wäre. Es zeigt sich hierdurch von einer neuen Seite her, daß der im kernhaltigen System vorliegende „Gesamtzustand" durch die Entfernung des Kernes zunächst nicht berührt wird.

### 7. *Verträglichkeit der Transplantatpartner.*

HÄMMERLING (1943b, 1946b) hatte bereits an einkernigen, artverschiedenen Transplantaten mit *med*-Kern gefunden, daß ein Teil dieser Transplantate ausfiel, indem die Transplantate einer sog. „Erblassung" unterworfen waren. Diese Schädigung war zum Teil reversibel.

HÄMMERLING (1943b) und BETH (1943c) fanden weiter an $cren_1med_1$- bzw. $Acic_1med_1$-Transplantaten, daß diese nicht zur Bildung lebensfähiger Cysten fähig waren, ja daß bereits die Cystenbildung Störungen unterworfen war, wohingegen die weitergehenden Sekundärkernteilungen im Rhizoid und die Verfrachtung der Sekundärkerne in den Hut normal zu verlaufen schienen. Artgleiche, mehrkernige Transplantate dagegen bildeten gut Cysten.

Es war deshalb von Interesse, die Frage der Verträglichkeit der Transplantatpartner weiter zu untersuchen. Geprüft wurde die Fähigkeit zur Hutbildung sowie die Cystenbildung bei mehrkernigen Transplantaten.

**a) Störungen und Ausfall der Hutbildung.** Bei den auf S. 116 beschriebenen, gut verwachsenen und regenerierenden Transplantaten fanden sich Fälle, bei denen als erste Hüte nicht-definierbare Kümmer- bzw. atypische Hüte gebildet wurden. Die Zahl dieser Transplantate ist in Abb. 6a graphisch aufgetragen. Danach scheint die Bildung von nicht definierbaren Kümmer- bzw. atypischen Hüten bei den $cren_2med_2$-Transplantaten häufiger als bei den übrigen Kombinationen aufzutreten.

Zum Teil wurden von regenerierenden Transplantaten, trotz guten Stielwachstums, überhaupt keine Hüte gebildet. Diese Transplantate wurden am häufigsten bei $cren_1med_2$ beobachtet, weniger häufig bei $cren_2med_2$ (Abb. 6b). Nimmt man an, daß MASCHLANKA (1946) zu den gleichen Transplantaten Kulturen benutzte, die sich in nicht so gutem Zustande wie die von uns verwendeten befanden, so würde verständlich, daß bei ihren Versuchen Hüte nicht oder nur selten entstanden (vgl. S. 114).

Schließlich starben eine Anzahl Transplantate durch Plasmakontraktionen, die vom Regenerat oder den Rhizoiden ausgingen, ab. Die

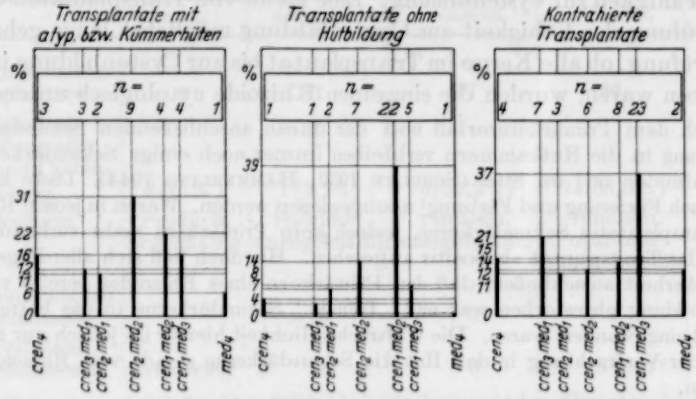


Abb. 6. Graphische Darstellung der bei den verschiedenen Transplantatgruppen gefundenen Störungsgrade.

Häufigkeit dieser Transplantate bei den verschiedenen Kernkombinationen zeigt Abb. 6c. Hiernach ergibt sich, daß bei $cren_1med_3$-Transplantaten mehr regenerierende Transplantate durch Plasmakontraktionen ausfielen, als bei den anderen untersuchten Transplantatgruppen.

Legen wir den „Störungsgrad" nach dem Gesichtspunkt fest, daß bei Transplantaten mit Plasmakontraktionen stärkere Störungen vorliegen als bei Transplantaten, bei den keine Hüte oder nicht definierbare Hüte gebildet wurden, so ist es wahrscheinlich, daß der Grad der Störungen mit der *Erhöhung* der *med*-Komponenten im Transplantat in der Regel zunimmt. Scheinbar stellen die $cren_1med_2$-Transplantate eine Ausnahme dar, da es bei ihnen viel seltener zur Hutbildung kam, als bei $cren_1med_3$-Transplantaten. Da jedoch bei $cren_1med_3$ viele Transplantate bereits durch Plasmakontraktionen ausfielen, ist dieser Befund zu verstehen.

Erhöhung der *Kernzahl* allein kann nicht für die gefundenen Unverträglichkeiten verantwortlich gemacht werden, da artgleiche ein- und vierkernige Transplantate sich in der Häufigkeit der Störungen nicht

wesentlich unterscheiden. (Auch dürften die Befunde nicht zufällig bedingt sein, da auch MASCHLANKA (1946) bei der Untersuchung ihrer *cren*$_1$*med*$_2$-Transplantate einen hohen Ausfall der typischen Hutbildung beobachtete (93%). Bei den hier vorliegenden Untersuchungen betrug der Ausfall an regenerierenden Transplantaten 72%. Worauf die Störungen — besonders bei der Hutbildung — im Speziellen zurückzuführen sind, lassen auch die hier vorliegenden Untersuchungen nicht erkennen. In dieser Hinsicht läßt sich nicht mehr sagen, als daß sie vorkommen und wahrscheinlich durch die Erhöhung des *med*-Anteiles im Transplantat hervorgerufen werden.

**b) Fähigkeit zur Cystenbildung.** Eine Reihe von Transplantaten wurde zur Prüfung der Fähigkeit zur Cystenbildung möglichst lange gehalten. Zur Prüfung, ob alle Kerne im Transplantat bis zur Cystenbildung intakt geblieben waren, wurden die einzelnen Rhizoide cytologisch untersucht.

Nach dem Primärkernzerfall und der daran anschließenden Sekundärkernwanderung in die Hutkammern verbleiben immer noch einige Sekundärkerne in den Rhizoiden und im Stiel (SCHULZE 1939, HÄMMERLING 1944). Diese können dann nach Fixierung und Färbung[1] nachgewiesen werden. Waren in jedem Rhizoid des Transplantates Sekundärkerne, jedoch kein Primärkern mehr vorhanden, so wurde das Transplantat als positiv angesehen. Hierduch ließ sich allerdings nicht mit Sicherheit ausschließen, daß der Primärkern eines Rhizoides bereits vor der Cystenbildung abgestorben war und „fremde" Sekundärkerne in das betreffende Rhizoid eingewandert waren. Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist jedoch nur gering, da bei der Verfrachtung in den Hut die Sekundärkerne gerade vom Rhizoid wegwandern.

Bei den untersuchten Transplantatgruppen *cren*$_3$*med*$_1$, *cren*$_1$*med*$_1$, *cren*$_1$*med*$_3$ sowie den artgleichen Kontrolltransplantaten *cren*$_4$ und *med*$_4$ erfolgte die Sekundärkernbildung in allen Rhizoiden synchron und, soweit die Untersuchungen ein Urteil gestatten, normal. War Sekundärkernbildung eingetreten, so traten erst bei der Cystenbildung wiederum Störungen auf.

Artgleiche vierkernige Transplantate *cren*$_4$ bzw. *med*$_4$ bildeten zu 75 bzw. 91% Cysten. Artverschiedene Transplantate dagegen in einem bedeutend kleineren Prozentsatz (Tabelle 15). So wurde von 31 *cren*$_3$-*med*$_1$-Transplantaten lediglich bei einem Transplantat Cysten angelegt, bei *cren*$_1$*med*$_1$-Transplantaten von 27 sechs. Am besten erfolgte die Cystenbildung in der *cren*$_1$*med*$_3$-Kombination, bei der von 26 angelegten Transplantaten 14 Transplantate mit Cysten gefunden wurden. Bereits hieraus ist ersichtlich, daß in artverschiedenen Transplantaten die Cystenbildung gestört ist. Wie aus der Tabelle 15 weiter hervorgeht, scheinen die Störungen mit dem *cren-med*-Kernverhältnis in Beziehung

[1] Fixierung in *Carnoy* (3 Teile absoluten Alkohol + 1 Teil Eisessig; 15 min). Färbung in Azo-Karmin-Eisessig mit anschließender Differenzierung in Anilinalkohol.

zu stehen, da mit der Erhöhung des *med*-Anteiles im Transplantat die Fähigkeit zur Cystenbildung zunimmt.

*cren* bildet runde, *med* runde und ovale Cysten. Für *med* typische, ovale Cysten wurden nur bei $cren_1med_3$-Transplantaten beobachtet. Bei $cren_1med_1$- und $cren_3med_1$-Transplantaten waren die Cysten stets rund, so daß unentschieden blieb, zu welcher Art die Cysten zu zählen waren. (Die Ausprägung der Cysten war im übrigen bei allen untersuchten artverschiedenen Transplantaten unregelmäßig in Größe und Form.)

Tabelle 15. *Cystenbildung bei artgleichen und artverschiedenen mehrkernigen Transplantaten.*

| | $cren_4$ | $cren_3med_1$ | $cren_1med_1$ | $cren_1med_3$ | $med_4$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl untersuchter Transplantate | 8 | 31 | 27 | 26 | 11 |
| Transplantate mit Teilung aller Kerne und Cystenbildung | 6(75%) | 1(3,2%) | 6(22,2%) | 14(55,5%) | 10(91%) |
| Cystenform | rundlich, regelmäßig | rundlich, unregelmäßig | rundlich, unregelmäßig | rundlich, oval und unregelmäßig | oval, regelmäßig |
| Gametenbildung bei Transplantaten | [1] | 0 | 0 | 2 | 10 |
| Art und Zahl der Nachkommen | *cren*, viele | 0 | 0 | 13 *med*[2] | *med*, viele |

[1] Bei $cren_4$ wurden (wohl zufällig) keine schwärmenden Gameten beobachtet; die entstandenen Keimlinge waren direkt aus den Cysten ausgekeimt.

[2] Acht weitere Nachkommen waren aus einer Kammer ausgekeimt in der keine Cysten entstanden waren, 4 aus direkt auskeimenden Cysten. Diese 12 Keimlinge starben aber bald ab; 2 Keimlinge hatten vorher atypische *med*-Hüte gebildet.

Die Lebensfähigkeit der gebildeten Cysten war gering. Die meisten Cysten starben kurz nach ihrer Bildung ab. Nur wenige Cysten der $cren_1med_3$-Kombination bildeten Gameten aus (bei zwei Transplantaten von 14!). Meist aber war deren Beweglichkeit gestört, so daß Kopulationen von vornherein nicht wahrscheinlich waren. Lediglich bei einem Transplantat wurden von wenigen Cysten kopulationsfähige Gameten gebildet. Von den hieraus entstandenen Keimlingen trugen 13 *med*-Charakter und bildeten auch typische *med*-Hüte, 28 starben bei einer Länge von etwa 10 mm oder weniger ab.

Nach diesen Befunden, früheren Ergebnissen von Hämmerling (1943b), sowie weiteren unveröffentlichten Versuchen von Hämmerling und Beth scheint kaum Aussicht zu bestehen, auf die wichtige Frage Auskunft zu erhalten, ob aus Cysten von Zwischenstufen *med*- und *cren*-Pflanzen entstehen. Beide Kernarten gelangen zwar offenbar in

den Hut, aber lebensfähige *cren-* und *med*-Cysten wurden bisher in keinem Fall gebildet, im Gegenteil, es starben beide Kernsorten offenbar im Hute ab, bis auf die wenigen Ausnahmen bei $cren_1med_3$-Transplantaten.

Zusammenfassend ergibt sich, daß die Verträglichkeit der Transplantatpartner im Transplantat Störungen unterworfen ist, die sich verschieden äußern können. Während der *vegetativen* Phase treten die Störungen nur bei einer Reihe von Transplantaten auf und sind relativ selten stärkerer Art. Worin das Wesen der hierbei sich äußernden Unverträglichkeit besteht, bleibt unbekannt; man kann lediglich sagen, daß eine gewisse Unverträglichkeit besteht.

Die in der *reproduktiven* Phase beobachteten Störungen dürften eine andere Ursache haben, obwohl die Ursache selbst auch in diesem Falle unklar bleibt.

Man könnte daran denken, daß der „Unverträglichkeitsfaktor" sich über das ganze System ausdehnt und bei den Kernteilungen bereits im Rhizoid Kernteilungsstörungen mit Chromosomenausfällen und ähnlichen Erscheinungen hervorruft, die zur Bildung von in den Cysten nicht lebensfähigen Kernen führen. Eine andere Möglichkeit wäre, daß zwar normale *cren-* und *med*-Sekundärkerne in den Hut gelangen, ein *cren*-Sekundärkern aber durch das dort vorhandene *med*-Plasma und ein *med*-Kern durch das vorhandene *cren*-Plasma in der Regel abgetötet würde. Dann müßte jedoch angenommen werden, daß nur die Sekundärkerne so empfindlich wären, nicht aber die Primärkerne, denn in den Fällen mindestens, in denen ein Rhizoidast auswächst, müßte man auch die Gegenwart beider Plasmen im betreffenden Rhizoid annehmen. Die Primärkerne dieser Rhizoide würden aber hierdurch nicht geschädigt werden.

## II. Konzentrationsgefälle der artspezifischen Formbildungsstoffe.

Wie schon eingangs angeführt, ließen die Befunde von HÄMMERLING (1934a, 1934d) an kernlosen Teilen erkennen, daß längere kernlose Teile der hinteren Stielregion mehr leisten können als kürzere. Hieraus konnte geschlossen werden, daß die Leistung von der Menge der im kernlosen Teilstück gespeicherten Formbildungsstoffe abhängt. Befunde an *ein*kernigen, artverschiedenen Transplantaten bestätigten diese Annahme: Bei Verwendung von längeren kernlosen Komponenten traten weit häufiger Zwischenstufen auf als bei Verwendung kurzer kernloser Teile (HÄMMERLING 1943b, BETH 1943c). Weiterhin hatte sich ergeben, daß kernlose Teile der vorderen Stielregionen besonders leistungsfähig waren. Schon sehr kurze Vorderstücke zeigten eine wesentlich höhere Leistung als gleichlange oder längere Teile der hinteren Stielregion. Hieraus mußte auf ein polares, apikal-basales Konzentrationsgefälle der gespeicherten Substanzen geschlossen werden (HÄMMERLING 1934a, 1934d, 1936). Offen blieb hierbei die Frage, ob das Konzentrationsgefälle für die artspezifischen, für die nicht artspezifischen oder für beide Arten von Formbildungssubstanzen gilt. Um eine Entscheidung für die art-

spezifischen Stoffe herbeizuführen, wurden einkernige $cren_0med_1$-Transplantate mit verschieden langen, kernlosen *cren*-Vorder- und Hinterstücken hergestellt. Diese kernlosen *cren*-Komponenten stammten a) von hutlosen $cren_1$-Regeneraten, b) von hutlosen Regeneraten von $cren_4$-Transplantaten.

Die Länge der kernlosen Teilstücke war 2,5, 5 und 10 mm. Sie wurden auf je ein 10 mm langes $med_1$-Teil transplantiert. Die Ergebnisse dieser Transplantationen sind in Tabelle 16a und b zusammengefaßt.

Hierin wurden als *med*-Hüte auch solche Hüte bezeichnet, die nicht ganz typische *med*-Hüte waren und vielleicht ganz wenig von *med* abgelenkte Zwischenstufen darstellen. Für eine Auswertung kamen selbstverständlich nur die ersten Hüte in Betracht, da die späteren Hüte kerngemäße *med*-Hüte sind (HÄMMERLING 1943b).

Vergleichen wir die Transplantate mit *gleichlangen* Vorder- und Hinterstücken, so ist deutlich erkennbar, daß bei Verwendung von Vorderstücken wesentlich häufiger Zwischenstufen entstanden als bei Verwendung gleichlanger Hinterstücke. Dies gilt sogar noch, wenn die Hinterstücke doppelt so lang waren als die Vorderstücke. Erst bei einem Längenunterschiede von 1:4 verwischen sich diese Verhältnisse. Besonders deutlich sind die Unterschiede bei den 5 mm langen kernlosen Teilen: Bei Vorderstücken waren *nur* Zwischenstufen entstanden, bei Hinterstücken überhaupt keine (vgl. Tabelle 16b).

Tabelle 16a. *Übersicht über die Ergebnisse bei $cren_0med_1$-Transplantaten.*

| | | 2,5 mm | | 5 mm | | 10 mm | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n = | (7) | (3) | (6) | (6) | (9) | | Kernlose *cren*-Vorderstücke |
| Entstandene Huttypen | Zwischenhüte | 2 | 1 | 5 | 5 | 9 | | |
| | Zwischenhüte → *med* | 3 | 2 | 1 | 1 | 0 | | |
| | *med*-Hüte | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| | *med*-Hüte | | | 7 | 4 | 3 | 2 | auf 10 mm lange $med_1$-Rhizoide |
| | Zwischenhüte → *med* | | | 0 | 0 | 3 | 2 | |
| | Zwischenhüte | | | 0 | 0 | 2 | 1 | |
| | n = | | | (7) | (4) | (8) | (5) | Kernlose *cren*-Hinterstücke |
| | | | | 5 mm | | 10 mm | | |

Bei den einzelnen Längen der kernlosen Teile sind in Spalte 1 jeweils die Ergebnisse von Transplantaten mit dem kernlosen Teil eines $cren_1$-Regenerates, in Spalte 2 die von Transplantaten mit dem kernlosen Teil von $cren_4$-Transplantaten angegeben. Die Angaben über die entstandenen Huttypen beziehen sich nur auf erste Hüte.

*Demnach ist auf einem neuen Wege nachgewiesen:* 1. *daß ein apikal-basales, stoffliches Konzentrationsgefälle vorliegt und* 2., *daß sich dieses auf die artspezifischen Gestaltungsstoffe bezieht.*

Auf die Tatsache, daß es keinen Unterschied ausmacht, ob kernlose Teile von *cren*$_1$- oder *cren*$_4$-Systemen verwendet werden, kommen wir in anderem Zusammenhange noch einmal zurück (s. S. 143).

Tabelle 16b. Auszug aus Tabelle 16a. *Das Verhältnis der entstandenen Zwischenstufen zu med-Hüten bei Verwendung verschieden langer, kernloser Teile verschiedener Stielregionen.*

| Verwendung von | Verhältnis Zwischenstufen zu *med*-Hüten bei | |
|---|---|---|
| | 5 mm langen kernlosen Teilen | 10 mm langen kernlosen Teilen |
| Vorderstücken . . . . | 12: 0 | 9:0 |
| Hinterstücken . . . . | 0:11 | 8:5 |

Wie dieser merkwürdige Konzentrationsmodus zustande kommt — höchste Konzentration am vom Kern entferntesten Punkte! — ist noch nicht bekannt.

## III. Das Problem der Mehrkernwirkung.

Bei Zwischenhüten ein- und zweikerniger, artverschiedener Transplantate fanden sich gewisse Unterschiede in Hutmerkmalen, die vielleicht mit der unterschiedlichen Kernzahl in Zusammenhang hätten stehen können (BETH 1943c, HÄMMERLING 1943b). Es bestand somit neben einer artspezifischen Wirkung die Möglichkeit einer „Mehrkernwirkung".

Um diese Frage zu prüfen, wurden Systeme miteinander verglichen, die sich nur in der *Kernzahl* unterschieden, und zwar die artgleichen *cren*$_1$ und *cren*$_4$, *med*$_1$ und *med*$_4$, sowie die artverschiedenen *cren*$_1$*med*$_1$ und *cren*$_2$*med*$_2$. Sollten Mehrkernwirkungen auftreten, so müßten sie sich am ehesten an diesen Kombinationen äußern.

Die ersten drei Abschnitte dieses Kapitels — Wuchsgeschwindigkeit der Transplantate (1), Leistungsvermögen ihrer kernlosen Teile (2), Kern- und Nukleolusgrößen (3) — stehen, wie aus der Diskussion ersichtlich werden wird, in innerem Zusammenhange. Anschließend sollen die morphologischen Merkmale (4) besprochen werden.

### *1. Wuchsgeschwindigkeit der Regenerate.*

Der tägliche Regeneratzuwachs ein- und mehrkerniger Systeme wurde durch Messungen von 2 zu 2 Tagen bzw. 2 zu 3 Tagen ermittelt. Die Messungen erstreckten sich über etwa 20 Tage. Die verglichenen Systeme stammten aus denselben Kulturen und hatten ungefähr gleiche Ausgangslängen; auch wurden nur Pflanzen gleicher Entwicklungsstadien verwendet.

Tabelle 17. *Der tägliche Regeneratzuwachs von verschiedenen ein- bzw. mehrkernigen Transplantaten.*

| Kernkombination | Anzahl untersuchter Teile | Anzahl der Messungen | Täglicher Regeneratzuwachs in mm | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | Minimum | Maximum | $M \pm 3m$ |
| $cren_1$-Regenerat | 19 | 7 | 0,17 | 0,60 | $0,37 \pm 0,19$ |
| $cren_4$ . . . . . | 8 | 7 | 0,23 | 0,85 | $0,41 \pm 0,25$ |
| $cren_1 med_1$ . . . | 8 | 7 | 0,07 | 0,50 | $0,27 \pm 0,18$ |
| $cren_2 med_2$ . . . | 9 | 7 | 0,10 | 0,65 | $0,32 \pm 0,20$ |
| $med_1$ . . . . . | 18 | 7 | 0,23 | 0,50 | $0,37 \pm 0,10$ |
| $med_4$ . . . . . | 9 | 7 | 0,27 | 0,60 | $0,41 \pm 0,15$ |

Nach den in Tabelle 17 wiedergegebenen Ergebnissen bestehen zwischen den nur in der Kernzahl verschiedenen Systemen keine Unterschiede. Eine Erhöhung der Kernzahl bewirkt also keine Änderung der Wuchsgeschwindigkeit der Regenerate, obwohl sie hierin am ehesten hätte erwartet werden können. Darüber hinaus bestehen auch keine Unterschiede zwischen den durch die Kernart verschiedenen Systemen: Sowohl die artgleichen *cren*- wie *med*-Systeme als auch die artverschiedenen *cren-med*-Systeme wuchsen alle gleich schnell. Dieses Ergebnis steht mit den Befunden von Beth (1943c), Hämmerling (1943b) und Maschlanka (1946) in Übereinstimmung.

### *2. Leistungen kernloser Teile mehrkerniger Transplantate.*

Im Gesamtkomplex der Frage nach Mehrkernwirkungen ist die bisher ungeprüfte Frage von besonderer Bedeutung, ob kernlose Teile mehrkerniger Transplantate ein höheres Regenerationsvermögen besitzen, als kernlose Teile einkerniger Regenerate, d. h. ob eine Erhöhung der Menge gespeicherter Formbildungsstoffe und der für die Eiweißvermehrung verantwortlichen Substanzen mit der Erhöhung der Kernzahl erfolgt. Sollte dies der Fall sein, so würde es bedeuten, daß mehrkernige Systeme bei Anwesenheit der Kerne deswegen nicht schneller wachsen, weil sie — auch bei erhöhtem Angebot der hierfür verantwortlichen, kernabhängigen Substanzen — nicht schneller wachsen *können*. Dann aber sollte es zu einer Anreicherung dieser Stoffe kommen und diese sollte sich nach Entfernung der Kerne an den Leistungen der kernlosen Teile ablesen lassen.

Zur Prüfung dieser Frage wurden etwa 10 mm lange kernlose Teile von vierkernigen Transplantaten die 12—15 mm regeneriert hatten (Systemlängen 22 bis 31 mm) hergestellt. (Über die Herstellung kernloser Teile s. S. 133). Sie wurden mit 10 mm langen Teilen von einkernigen Regeneraten die gleichviel Stiel regeneriert hatten (Systemlängen 18—29 mm) verglichen. Bei allen geprüften Teilen war der erste Hut in Anlage (vgl. S. 133). Nach der Abschnürung der kernlosen Teile mit Seidenfaden wurde der Stiel unmittelbar hinter der Schlinge abgeschnitten

(vgl. BETH 1953a). Untersucht wurde der Gesamtstielzuwachs und die maximal erreichten Durchmesser der bei der Entfernung des Kernes gerade angelegten Hüte (a), ferner die Zahl der neugebildeten Wirtel und der neugebildeten Hüte (b).

**a) Stielwachstum und maximal erreichter Hutdurchmesser der gerade angelegten Hüte bei kernlosen Teilen.** Es wurde der gesamte Stielzuwachs vom Zeitpunkt der Anlage des kernlosen Teiles bis zu seinem Absterben gemessen. Das gleiche gilt für die Messung des maximal erreichten Hutdurchmessers der bei der Amputation gerade angelegten Hüte.

Tabelle 18. *Gesamtstielzuwachs und maximal erreichter Hutdurchmesser bei kernlosen Teilen von ein- bzw. zwei- und vierkernigen Transplantaten.*

| Kernlose Teile von | Gesamt-Stielzuwachs in mm | | | Maximal erreichter Durchmesser die bei der Amputation angelegten Hüte in mm | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | *M* | *T* | *n* | *M* | *T* |
| $cren_1$ . . . | 13 | 1,6 | $<1$ | 10 | 1,8 | |
| $cren_4$ . . . | 7 | 1,8 | | 5 | 1,8 | |
| $cren_1med_1$ . . | 31 | 3,0 | $<1$ | 20 | 1,6 | $<1$ |
| $cren_2med_2$ . . | 9 | 3,1 | | 6 | 1,8 | |
| $med_1$ . . . . | 16 | 1,8 | $<2{,}6$ | 12 | 2,1 | $<1$ |
| $med_4$ . . . | 18 | 2,5 | | 16 | 1,9 | |

Die Messung der maximal erreichten Hutdurchmesser erfolgte nur bei typischen Hüten; daher geringeres *n*.

Wie aus Tabelle 18 hervorgeht, bestanden zwischen den vergleichbaren Systemen weder Unterschiede im Gesamtstielzuwachs noch im Enddurchmesser der Hüte. Das bedeutet, da mit der Neubildung von Stiel und dem Hutwachstum eine Proteinvermehrung verbunden ist (BRACHET 1952, HÄMMERLING 1953), daß die Fähigkeit zur Eiweißvermehrung in allen untereinander vergleichbaren, kernlosen Teilen gleich groß war.

Tabelle 19. *Fähigkeit kernloser Teile zur Wirtel- und Hutbildung.*

| Kernlose Teile von | Anzahl neugebildeter Wirtel je Regenerat | | | Anzahl neugebildeter Hüte[1] je Regenerat | |
|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | *M* | *T* | *M* | *T* |
| $cren_1$ . . . . | 13 | 0,23 | $<1{,}6$ | 0,69 | $<1$ |
| $cren_4$ . . . . | 7 | 0,72 | | 0,72 | |
| $cren_1med_1$ . | 31 | 0,68 | $<1$ | 0,45 | $<1$ |
| $cren_2med_2$ . | 9 | 0,55 | | 0,44 | |
| $med_1$ . . . | 16 | 1,26 | $<1$ | 0,19 | $<1$ |
| $med_4$ . . . . | 18 | 1,22 | | 0,17 | |

[1] Typische und atypische Hüte.

**b) Anzahl neugebildeter Wirtel und Hüte.** Die Fähigkeit der untersuchten kernlosen Teile zur Neubildung von Wirteln und Hüten ist aus Tabelle 19 ersichtlich. Danach bestehen zwischen den vergleichbaren Systemen *keine* Unterschiede in der Zahl neugebildeter Wirtel und Hüte, d.h. in der Speicherung der zu diesen Differenzierungsvorgängen notwendigen,

kernabhängigen Formbildungsstoffe. Auch der Unterschied in der Wirtelzahl zwischen $cren_1$- und $cren_4$-Teilen ist nicht gesichert. (Die Frage, wie groß die neugebildeten Hüte werden, was wiederum einen Maßstab für den Grad der Proteinvermehrung geben würde, konnte wegen zu geringen meßbaren Materiales nicht geprüft werden.)

Kernhaltige $cren_1$-Regenerate zeigen eine wesentlich geringere Neigung zur Wirtelbildung als $med_1$-Regenerate, wie aus den Untersuchungen von MASCHLANKA (1946) hervorgeht: Ehe bei $cren_1$ der erste Wirtel gebildet wird, waren bei $med_1$ bereits mindestens 2—3 Wirtel entstanden. Bei kernlosen Teilen finden sich — wie Tabelle 19 zeigt — entsprechende Verhältnisse: Bei kernlosen *med*-Teilen entstanden im Mittel 1,24 Wirtel je Regenerat, bei kernlosen *cren*-Teilen im Mittel etwa 0,5 Wirtel je Regenerat. Kernhaltige Teile von *med* bilden in der Regel nur einen Hut, die von *cren* in der Regel mehrere hintereinander. Bei den hier untersuchten kernlosen Teilen der *cren-med*-Kombination kann nicht entschieden werden, ob die Anzahl der neugebildeten Hüte „intermediär" ist, wie es bei Vorhandensein der Kerne der Fall war (vgl. S. 129), da bei diesen Kombinationen sehr viele nicht definierbare Hüte gebildet wurden. Dieses ist wahrscheinlich auch der Grund, weshalb bei den *cren-med*-Kombinationen soviel Stiel gebildet wurde, wie aus Tabelle 18 ersichtlich ist. Es ist nämlich eine Regel, daß bei Teilen, die zwar einen Hut eben anlegen, der jedoch nicht auswächst, wieder „Umschaltung" auf Stielbildung erfolgt.

Die Frage des Grades der Hutbildungsfähigkeit kernloser Teile von Systemen verschiedener Kernzahl läßt sich noch auf einem anderen Wege prüfen. Wie bereits im vorhergehenden Kapitel geschildert, wurden zum Nachweise des apikal-basalen Konzentrationsgefälles artspezifischer Substanzen kernlose Teile sowohl von $cren_1$-Regeneraten als auch von $cren_4$-Transplantaten auf gleich lange kernhaltige *med*-Teile transplantiert. Aus Tabelle 16 (S. 140) geht hervor, daß weder Unterschiede im Grad noch in der Häufigkeit der entstandenen Zwischenstufen bestehen, wenn gleichlange kernlose Komponenten der beiden Transplantatgruppen verglichen werden. Unterschiede müßten aber auftreten, wenn z. B. in einem 5 mm langen, kernlosen $cren_4$-Teil mehr artspezifische Substanzen vorhanden wären als in einem von $cren_1$ stammenden Teil. Es ergibt sich also von zwei verschiedenen Seiten her, daß auch hinsichtlich der Hutbildung die Wirkung von vier Kernen nicht größer ist als die eines Kernes.

Zusammenfassend ergibt sich: Soweit es sich um die neugebildeten Wirtel und Hüte handelt, zeigen die bisher vorliegenden Befunde, daß in mehrkernigen Systemen *keine erhöhte Speicherung von Formbildungsstoffen* erfolgt. Außerdem aber ist auch der *Grad des Vermögens zur Eiweißsynthese nicht erhöht*. Dies geht aus den Befunden über den Stielzuwachs und den erreichten Maximaldurchmessern der alten Hüte hervor. Den ersten Befund (Speicherung von Formbildungsstoffen) dürfen wir für gesichert halten, da auf zwei verschiedenen Wegen dasselbe Resultat erzielt wurde, den zweiten Befund (Fähigkeit zur Eiweißver-

mehrung) für sehr wahrscheinlich. Wegen seiner Bedeutung für eine allgemeine Schlußfolgerung (s. S. 149) wäre es erwünscht, Versuche hierüber an größerem Material zu wiederholen.

*3. Kernvolumina bei einkernigen und zweikernigen Systemen.*

Zur Klärung der auffallenden Tatsache, daß mehrkernige Zellen (Transplantate) nicht schneller wachsen als einkernige (vgl. Tabellen 17 und 18) und daß in ihnen auch nicht mehr kernabhängige Substanzen gespeichert sind, wurden die Volumina der Primärkerne von zweikernigen Transplantaten ($med_2$-Transplantaten) bestimmt und mit denen einkerniger Regenerate ($med_1$) verglichen. Die $med_1$-Teile besaßen 10 mm Stiel, die der zweikernigen Transplantate je 5 mm, also zusammen auch 10 mm Stiel. Die Fixierung erfolgte, nachdem beide Systeme je 5 mm regeneriert hatten, so daß der Vergleich an genau übereinstimmenden Systemen erfolgte (auch die verwendeten Ausgangspflanzen waren von gleichem Entwicklungsstadium). Wie aus Tabelle 20 hervorgeht, verhielten sich die Kernvolumina der zweikernigen Systeme gegenüber denen einkerniger Pflanzen ungefähr wie 0,56 : 1. In zweikernigen

Tabelle 20. *Primärkern- und Nucleolusvolumen bei ein- und zweikernigen Systemen gleicher Größe.*

| | Primärkernvolumen in $10^{-4}$ mm³ | | | | | Nucleolusvolumen in $10^{-4}$ mm³ | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | *M* | *D* | $\sigma_D$ | *T* | *n* | *M* | *D* | $\sigma_D$ | *T* |
| Einkernige Regenerate (10 mm Stiel + 5 mm Regenerat) | 52 | 2,11 | 0,92 | 0,23 | 4,00 | 31 | 1,04 | 0,26 | 0,07 | 3,71 |
| Zweikernige Transplantate (2 × 5 mm Stiel + 5 mm Regenerat) | 78 | 1,19 | | | | 43 | 0,78 | | | |
| Einkernige Systeme zu zweikernigen Systemen | 1:0,56 | | | | | 1:0,75 | | | | |

Ausgangspflanzen bei beiden Systemen: 30 mm lang mit Hut (Durchmesser 2—3 mm).

Fixierung: Seewasser-*Nawaschin*; Färbung: Azo-Karmin-B-Eisessig. Annäherungswerte durch Berechnung als Rotationsellipsoid nach $V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot ab^2$ ($b$ = kleinere Halbachse). Das Nucleolusvolumen läßt sich nur durch Umgrenzung des von den Einzelnucleolen eingenommenen Raumes berechnen. [Die Ausgangspflanzen für diese Versuche waren Hutpflanzen mit Hutdurchmesser 2—3 mm. Solche Pflanzen besitzen nicht mehr wachsende Kerne, das Maximalvolumen ist vielmehr bereits kurz vor der Hutbildung erreicht (BETH 1953b). Die Kernvolumina der Ausgangspflanzen vor der Amputation wurden nicht bestimmt. Es ist, was hier aber unwesentlich ist, nicht sicher, daß sie ebenso groß waren, wie die Kerne der einkernigen *regenerierenden* Zellen. Denn HÄMMERLING (1954) fand bei regenerierenden Rhizoiden, denen nur ein kurzes Stielstück belassen worden war, eine Volumenverminderung auf 59%.]

Systemen erfolgte also eine *Verkleinerung der Primärkerne* auf fast die Hälfte des Volumens der einkernigen Systeme. Allerdings scheint die Verkleinerung beider Kerne nicht gleichmäßig stark zu erfolgen: Bei ungefähr 50% der Transplantate fand sich, daß *ein* Kern auf etwa 30 bis 50% des anderen — also stärker verkleinert worden war.

Ebenfalls im Sinne einer Volumenverringerung verhalten sich die Nukleolen der Primärkerne der zweikernigen Transplantate. Bei diesen fanden sich zum Teil außerdem Verschmelzungen und Abrundungen der an sich wurstförmigen Nukleolen. Wahrscheinlich ist das Verhältnis der wahren Volumina geringer als 1 : 0,75, denn bei der Messung bleibt die Größe der Zwischenräume zwischen den wurstförmigen Nukleolen unberücksichtigt.

Wie sich in der Diskussion ergeben wird, ist hierdurch, in Verbindung mit Versuchen von HÄMMERLING (1954) und STICH (1951 und unveröff.) erklärbar, warum die physiologischen Eigenschaften mehrkerniger Transplantate keine wesentlichen Veränderungen gegenüber einkernigen Systemen aufweisen.

### *4. Morphologische Merkmale.*

Im Folgenden sollen die Ergebnisse über die Hutmerkmale der verschiedenen Kernkombinationen verglichen werden. In Tabelle 21 sind die Ergebnisse an ein- bzw. zweikernigen Transplantaten denen der vergleichbaren vierkernigen Kombinationen gegenübergestellt.

Hieraus ergibt sich, daß in der Anzahl Hutkammern zwischen ein- bzw. zweikernigen und vierkernigen Transplantaten keine Unterschiede bestehen.

Tabelle 21. *Vergleich verschiedener Hutmerkmale von ein- bzw. zweikernigen mit vierkernigen Transplantaten.*

| | Kammerzahlen | | Haarzahlen | | Kerbungshäufigkeit | | | | Kerbungsgrad | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | Cor. infer. | | Cor. super. | | Cor. infer. | | Cor. super. | |
| | *M* | *T* | *M* | *T* | *M* | *T* | *M* | *T* | *M* | *T* | *M* | *T* |
| $cren_1$ | 37,4 | $< 1$ | 1,99 | | 99,9 | $> 3$ | 41,1 | $> 3$ | 94,1 | 1,4 | 57,0 | $< 1$ |
| $cren_4$ | 37,8 | | 1,99 | | 89,4 | | 52,5 | | 92,4 | | 54,4 | |
| $cren_1med_1$ | 42,4 | $< 1$ | 2,30 | 1,56 | 45,5 | 2,1 | 22,3 | $> 3$ | 36,4 | 1,1 | 33,7 | $< 1$ |
| $cren_2med_2$ | 43,4 | | 2,23 | | 37,5 | | 12,1 | | 41,7 | | 35,5 | |
| $med_1$ | 82,1 | $< 1$ | 3,57 | 10,2 | 0,6 | 2,5 | 2,2 | $> 3$ | 0 | | 0 | |
| $med_4$ | 83,1 | | 3,31 | | 0,1 | | 0,5 | | 0 | | 0 | |

Ob für die verringerte *Zahl der Haaranlagen* bei $med_4$ gegenüber $med_1$ eine Mehrkernwirkung verantwortlich ist, kann nicht entschieden werden, denn es ist in diesem Zusammenhang an die Variabilität der Zahl der Haaranlagen — besonders bei *med*-Pflanzen[1] — zu denken, so daß sich die gefundenen geringen Unter-

[1] Bei *mediterranea* schwankt die Zahl der Haaranlagen zwischen 2 und 6 Haaren je Corona, bei *crenulata* zwischen 1 und 3.

schiede durch zufällige Selektion, d.h. nicht repräsentatives Material, erklären ließen, zumal bei $med_4$ nur 9 Transplantate mit 10 Hüten untersucht werden konnten.

In der *Kerbungshäufigkeit der Corona inferior* fanden sich bei allen vergleichbaren Kombinationen statistisch gesicherte Unterschiede, und zwar in dem Sinne, daß bei höherkernigen Kombinationen die Häufigkeit der Kerbung abnahm. Zu einer Erklärung dieser Befunde können Ergebnisse von HÄMMERLING (1943a, 1943b) herangezogen werden. HÄMMERLING hatte gefunden, daß allgemein bei den Coronae der Hüte von Regeneratpflanzen eine Abnahme der Kerbungshäufigkeit gegenüber denen unbehandlter Pflanzen erfolgt. Da auch bei den mehrkernigen Transplantaten eine mehrmalige Behandlung der Pflanzen durch Abschneiden erfolgt war, dürfte der gefundene Effekt weniger einer Mehrkernwirkung zuzuschreiben sein, als vielmehr durch die angeführten Befunde von HÄMMERLING eine plausible Erklärung finden.

Ob die gefundenen Unterschiede in der *Kerbungshäufigkeit* der *Corona superior* auf einer Mehrkernwirkung beruhen, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Während bei $cren_4$ eine Zunahme der Kerbungshäufigkeit gegenüber $cren_1$ erfolgte, nahm bei den übrigen mehrkernigen Kombinationen die Kerbungshäufigkeit gegenüber ein- bzw. zweikernigen Transplantaten ab. Schon nach diesem gegensätzlichen Verhalten ist es wahrscheinlich, daß die Beeinflussung der Kerbungshäufigkeit der Corona superior, wie bei der Corona inferior, durch sekundäre Faktoren erfolgt und nicht durch die erhöhte Kernzahl[1].

Im *Kerbungsgrad* sowohl der Corona inferior als auch der Corona superior wurden keine Unterschiede gefunden.

Somit ergibt sich für die untersuchten Hutmerkmale, daß ihre *Ausprägung* zum Teil sicher, zum Teil sehr wahrscheinlich *keiner Mehrkernwirkung* unterworfen ist.

## D. Allgemeine Erörterung.

Im Folgenden sollen einige Fragen von allgemeiner Bedeutung erörtert werden. Die ersten drei Abschnitte beziehen sich auf Probleme artspezifischer Kernwirkungen auf das Cytoplasma, die folgenden Abschnitte auf das Problem einer Mehrkernwirkung, bei der es sich in Wirklichkeit um die Abhängigkeit des Kernes von cytoplasmatischen Prozessen handelt.

1. Die Abhängigkeit der Ausprägung artcharakteristischer Hutmerkmale von artspezifischen Kernwirkungen ist nunmehr für *Acetabularia* sichergestellt. Wie HÄMMERLING (1934a, 1934c, 1935, 1943b) ausführte, sind diese artspezifischen Kernwirkungen offenbar *Genom-Wirkungen*. Die von HÄMMERLING nachgewiesenen *Formbildungsstoffe* sind demnach als Verbindungsglied zwischen *Gen* und *Merkmal* aufzufassen. Über ihren Wirkungsmechanismus wissen wir noch nichts. Aus den verschiedenen Befunden, besonders aus der Konstanz der Ablenkung (HÄMMERLING 1943b, vorstehende Arbeit S. 129) ergibt sich, daß bei einem Transplantat mit den Kernen „A" und „B" eine zwischen A und B stehende

[1] In diesem Zusammenhang sei auf Untersuchungen von BETH (1943b) an *Acicularia* hingewiesen. BETH fand, daß die Coronae superiores von Regenerathüten weniger gekerbt waren als die von nichtbehandelten Pflanzen. Er fand jedoch auch, daß Freilandpflanzen aus Barahona III eine geringere Kerbungshäufigkeit aufwiesen als Regenerate (47,5 : 58%).

Merkmalsprägung erfolgt. Da aber in den artverschiedenen mehrkernigen Transplantaten stets Plasma *und* Kern beider Arten vorhanden sind, ist es nicht möglich, zu entscheiden, ob die Formbildungsstoffe des Kernes „A" *nur* mit A-Plasma oder ob sie auch mit B-Plasma „reagieren" können. Diese Frage wurde kürzlich von HÄMMERLING (1953) diskutiert. Danach stehen sich bei *mehr*kernigen Transplantaten beide Möglichkeiten gleichwertig gegenüber. Jedoch geben sowohl verschiedenartige Befunde an *ein*kernigen, artverschiedenen Transplantaten — in denen also nur ein Kern, aber immer noch die Plasmen beider Arten vorhanden sind — als auch Befunde an artgleichen Transplantaten mit modifiziertem Plasma (HÄMMERLING 1944a) der zweiten Möglichkeit die wesentlich größere Wahrscheinlichkeit.

Eine definitive Entscheidung wird — wenn überhaupt — nur möglich sein, wenn plasmafreie Kerne der Art „A" in kernloses Cytoplasma der Art „B" implantiert werden. Im hiesigen Laboratorium laufende Versuche dieser Art sind jedoch noch nicht weit genug fortgeschritten, um definitive Aussagen zu gestatten. Vorläufig sprechen sie wiederum für die zweite Möglichkeit (HÄMMERLING, unveröff.).

Ehe einige neuere Arbeiten zu diesem Problem besprochen werden, ist generell zu sagen, daß keineswegs von allgemeiner Gültigkeit zu sein braucht, was für das eine Objekt gilt.

Kerntransfers zwischen zwei Amöbenarten (DANIELLI u. LORCH 1950, 1953) gestatten, soweit zur Zeit eine Aussage möglich ist, folgende Deutungen: Bei der Kombination Kern „A" in Cytoplasma „B" entsteht ein teilungsfähiges System. Dies würde unserer zweiten Möglichkeit entsprechen. Bei der reziproken Kombination Kern „B" und Cytoplasma „A" dagegen scheint unter artunspezifischer „B"-Kernwirkung nur eine vorübergehende „A"-Plasmavermehrung zu erfolgen und das System dann abzusterben. Dies könnte für die erste Möglichkeit sprechen.

Untersuchungen an verschiedenen Hämoglobinen erwiesen die Genabhängigkeit der spezifischen Hämoglobin-Feinstruktur (ITANO 1953). Wahrscheinlich besteht der Unterschied zwischen verschiedenen Hämoglobinen in einer spezifischen Faltung der Eiweißmoleküle, wie besonders aus den Befunden an Sichelzellhämoglobin und Normalhämoglobin hervorgeht (PAULING, ITANO, SINGER u. WELLS 1949, NEEL 1949, SCHROEDER, KAY u. WELLS 1951). Wichtig für unsere Betrachtungen ist der Befund, daß sich bei Heterozygoten *beide* Hämoglobine finden, und zwar Normalhämoglobin : Sichelzellhämoglobin wie etwa 3 : 2 (PAULING 1949, WELLS u. ITANO 1951). Hieraus kann (nicht muß) geschlossen werden, daß es für die Wirkung der betreffenden Gene gleichgültig ist, in welches Plasma sie „eingebettet" werden. Dies würde unserer ersten Möglichkeit entsprechen. Verhältnisse entsprechender Art sind auch von anderen Untersuchungen mit serologischer Methode bekannt (IRWIN

u. COLE 1936, IRWIN 1939, IRWIN u. CUMLEY 1942, IRWIN 1951, CUMLEY u. IRWIN 1942, CUMLEY, IRWIN u. COLE 1943, SONNEBORN 1950, 1951, BEALE 1952). Die Befunde lassen auch hier erkennen, daß spezifische Strukturen, die bei Homozygoten nachweisbar waren, auch bei Heterozygoten vorhanden sind.

2. Außer dem Vorkommen von artspezifischen Kernwirkungen in den *Acetabularia*-Transplantaten ist nunmehr sicher, daß *quantitative Beziehungen* eine entscheidende Rolle für den jeweiligen Endeffekt spielen: *Die Form der Hüte wird durch das Zahlenverhältnis der in den Transplantaten wirkenden Kerne bestimmt.* Dies geht aus der lückenlosen, allmählichen Übergangsreihe von der einen Art zur anderen hervor. Um diese Verhältnisse noch einmal kurz zu demonstrieren, sei auf Abb. 1 verwiesen.

Diese Übergänge gelten auch für jedes der geprüften qualitativ oder quantitativ verschiedenen Einzelmerkmale. Zwischen diesen bestehen aber Unterschiede, die wir als unterschiedliche *Prävalenz* der *cren*- oder *med*-Kernwirkung bezeichnet haben. So fanden wir für das Merkmal „Sporn" (*cren*) — „Kein Sporn" (*med*), daß die *med*-Wirkung gegenüber der *cren*-Wirkung stark prävalent ist. Im allgemeinen ist aber die *cren*-Wirkung prävalent. Weiter sind trotz des prävalenten Verhaltens der einen oder anderen Kernwirkungen gleitende Übergänge festzustellen. Hiervon jedoch gibt es bei *Coronae*-Eigenschaften — und nur bei diesen — Abweichungen, nämlich plötzliche Sprünge, die sich bisher noch nicht verstehen lassen.

Da sich infolge der Unmöglichkeit Kreuzungen zwischen Acetabularia-Arten durchzuführen (z.B. HÄMMERLING 1953) nicht entscheiden läßt, ob es sich um Dominanz- oder Epistasieverhältnisse handelt, wurde die Bezeichnung „Prävalenz" verwendet. Auch ist zu bedenken, daß wir experimentell immer nur mit den Wirkungen ganzer Kerne zu tun haben.

3. Soweit es sich um morphologische Merkmale handelt, ist ihre Ausprägung auch insofern als artspezifisch und vom Mengenverhältnis der artverschiedenen Kerne abhängig anzusehen, als Mehrkernwirkungen, d. h. Wirkungen, die nur durch die Erhöhung der Kernzahl hervorgerufen werden, bei den meisten Merkmalen mit Sicherheit nicht vorkommen. Dieses schließt eine Überlagerung der artspezifischen Wirkungen durch Mehrkernwirkungen aus. Einige Fälle sind zwar noch unklar, können aber auch anders als durch Mehrkernwirkung entstanden gedeutet werden.

Schließlich scheiden für die Merkmalsprägung Störungen aus, die durch Unverträglichkeiten der Transplantatpartner hervorgerufen werden könnten. Zwar sind Unverträglichkeiten nachzuweisen, aber sie treten nur bei einem Teil der Transplantate auf und beziehen sich *nicht* auf Formmerkmale. Die Befunde sprechen dafür, daß aus unbekannten

Gründen diejenigen Unverträglichkeiten, die sich in der Unfähigkeit zur Hutbildung äußern können, mit der Zunahme des *med*-Anteiles im Transplantat zunehmen (s. S. 135), daß sie aber in bezug auf die Lebensfähigkeit der Transplantate mit der Erhöhung des *med*-Anteiles abnehmen (s. S. 137). Eine andere Frage ist, ob die Zwischenstufen immer in sich harmonische Bildungen darstellen. Das ist z.B. bei den Zwischenstufen $\rightarrow$ *med* bzw. $\overset{st}{\rightarrow}$ *med* nicht der Fall. Hierbei handelt es sich aber um die Folgen gegensätzlicher Entwicklungstendenzen. Mit Unverträglichkeit der Ausgangssysteme hat diese Erscheinung nichts zu tun.

4a. Es zeigte sich, daß die Gegenwart und Wirksamkeit mehrerer Kerne in *einem* System — sei es der gleichen, sei es von verschiedenen Arten — keine Erhöhung der Wachstumsrate, d.h. also vor allem der Eiweißsynthese bewirkt. Eine Erklärungsmöglichkeit scheidet aus: Es wäre denkbar, daß z.B. zwei Kerne zwar doppelt so stark wie ein Kern auf ein System wirken, daß aber dieses seine normale Wachstumsrate nicht überschreiten kann. Dann wäre eine Anreicherung derjenigen Substanzen, die für eine Eiweißsynthese verantwortlich sind, im Cytoplasma — außerhalb des Kernes — zu erwarten, ebenso derjenigen Substanzen, die Differenzierungsvorgänge hervorrufen. Kernlose Teile mehrkerniger Systeme verhalten sich jedoch in dieser Hinsicht, zumindest im wesentlichen, ebenso wie die einkerniger Systeme. Die andere Möglichkeit beruht auf der Annahme einer Wirkungsverminderung der Einzelkerne in mehrkernigen Systemen. Diese Annahme muß nach den hier geschilderten Versuchen als bestätigt angenommen werden.

Bei zweikernigen Systemen fanden wir eine Kernverkleinerung auf fast die Hälfte des Kernvolumens einkerniger Systeme, für die Nucleolarsubstanz eine Verringerung auf mindestens 75% (s. S. 144). Verminderung der Kern- und Nucleolengrößen wurden auch von Stich (1951 und unveröff.), sowie Hämmerling (1954) gefunden. Sie erfolgen in Abhängigkeit von der Energieproduktion im Cytoplasma. Je nach dem Grad der Senkung des Energieniveaus kann dabei eine Reduktion bis auf etwa 6% der maximalen Kerngrößen und vor allem eine Verringerung der extrem ausgedehnten, wurstförmigen und verästelten Nucleolarsubstanz bis auf einen kleinen, runden Nucleolus erfolgen! In den oben dargestellten Versuchen waren die verglichenen Systeme gleich groß, damit aber auch ihre Energieproduktion in cytoplasmatischen Strukturen. Es zeigt sich also zunächst von einer neuen Seite her, daß Kerngröße und -struktur hiervon abhängen. Die gefundene Kernverkleinerung und Verringerung der Nucleolarsubstanz erklären sich mit anderen Worten dadurch, daß die sonst einem Kern zur Verfügung stehende Energiemenge sich in zweikernigen Systemen auf die beiden Kerne verteilt.

Nach den Versuchen von Hämmerling ergab sich weiterhin, daß auch der Grad der cytoplasmatischen Eiweißsynthese vom Energiezu-

stand der Zelle abhängt. Grad der Eiweißsynthese und Kerngröße und -struktur werden also beide vom Energiezustand des Cytoplasmas kontrolliert. Nun zeigen bereits die ersten Versuche an kernlosen Teilen von Acetabularien (HÄMMERLING 1934a, 1934d), daß die Eiweißvermehrung als solche — wenn auch indirekt — kernabhängig ist. Jedoch ließen auch die neueren, eben angeführten Versuche von HÄMMERLING u. STICH offen, ob auch der *Grad* der Proteinsynthese außer vom Energiezustand des Cytoplasmas vom physiologischen Zustand des Kernes abhängig ist, d.h. ob ein kleiner Kern geringeren Einfluß auf den Grad der Eiweißsynthese hat als ein großer. Die bekannten, in diesem Sinne gedeuteten Beobachtungen CASPERSSONS (1950) an tierischen Zellen können ohne Zuhilfenahme dieser Annahme erklärt werden (HÄMMERLING 1954).

Bei *Acetabularia*, und bisher nur bei dieser, lassen sich auf anderem Wege Wahrscheinlichkeitsargumente für die Annahme anführen, daß außer der Energieproduktion im Cytoplasma auch die Aktivität des Zellkernes für die Geschwindigkeit der Eiweißvermehrung maßgebend ist (vgl. HÄMMERLING 1954). Die hier geschilderten Versuche jedoch zeigen durch *direkte* Experimente, daß sie richtig ist: Wenn mehrkernige Systeme nicht schneller wachsen als einkernige, wenn auch ihre kernlosen Teile kein größeres Wuchsvermögen haben und wenn außerdem eine Kernverkleinerung erfolgt, dann bedeutet das im Zusammenhange mit der Tatsache, daß der Kern überhaupt auf die Eiweißsynthese einwirkt, daß ein kleinerer Kern weniger stark auf den Grad der Eiweißproduktion einwirkt als ein großer. Nach weiteren Versuchen ist es wahrscheinlich, daß innerhalb des Kernes die Ribonucleinsäure der Nucleolarsubstanz hierfür verantwortlich ist.

*Alle angeführten Vorgänge — Energietransformation und -leitung im Cytoplasma, Kerngröße und -struktur, Wirkungsstärke des Kernes bzw. der nucleolären RNS, Eiweißbildung im Cytoplasma — sind in Form eines Kreisprozesses miteinander verknüpft und stellen ein Beispiel für die wechselseitigen Beziehungen zwischen Cytoplasma und Zellkern dar.*

Nach der eben begründeten Deutung entspricht die Wirkungsstärke von *mehreren* Kernen in einem System der des *einen* Kernes in einem einkernigen System.

Derartige Regulationsvorgänge finden sich offenbar auch bei anderen Objekten. Für *Paramaecium bursaria* konnte SCHWARTZ (1947) zeigen, daß überzählige Kerne keine Vergrößerung der Zellvolumina verursachten. Wohl aber erfolgte eine Verkleinerung der Kerne. Es liegen also genau die gleichen Verhältnisse wie bei *Acetabularia* vor, auch in energetischer Hinsicht (der begrenzende Faktor ist hier die Futteraufnahme). Diesen entscheidenden Umstand konnte SCHWARTZ noch nicht in seine Überlegungen einbeziehen. Es besteht aber keine Schwierigkeit

die für *Acetabularia* gegebene Deutung auch auf *Paramaecium bursaria* anzuwenden und durch sie die von SCHWARTZ gegebene Deutung zu ersetzen bzw. zu ergänzen.

b) Genetisch ist ein zweikerniges *Acetabularia*-Transplantat zwar ebenso konstituiert wie ein tetraploider Organismus, doch sind in einem Tetraploiden alle vier Chromosomensätze in *einem* Kern vereinigt. Bei einem zweikernigen Transplantat aber sind die vier Chromosomensätze auf zwei, räumlich relativ weit voneinander entfernte, diploide Kerne verteilt. Ein Vergleich polyploider Acetabularien mit mehrkernigen Transplantaten ist nicht möglich, da Polyploidisierungsversuche bis jetzt noch ohne Erfolg waren. Die Frage, ob die auf verschiedene Art in *einem* System vermehrten Genome gleiche oder verschiedene Wirkungen zeigen, bleibt somit offen. Nach den hier geschilderten Ergebnissen ist es aber verständlich, daß in mehrkernigen Systemen nichts beobachtet wurde, was einem Polyploidieeffekt gleichzusetzen wäre, weder hinsichtlich physiologischer noch von Formeigenschaften.

## Zusammenfassung.

I. Die Untersuchungen an zwei- bis vierkernigen, artverschiedenen Transplantaten zwischen *Acetabularia crenulata* und *Acetabularia mediterranea* ergaben:

1. Die entstandenen Huttypen bilden eine Übergangsreihe von der einen Art zur anderen, die mit dem *cren-med*-Kernverhältnis korreliert ist. Die Ausprägung kernabhängiger, artspezifischer Merkmale hängt demnach von quantitativen Beziehungen ab.

2. Die Untersuchungen an quantitativ und qualitativ verschiedenen Huteinzelmerkmalen ergaben ebenfalls von *cren* nach *med* führende Übergänge. Diese können aber durch prävalente *cren-* oder *med*-Kernwirkungen verschoben sein.

3. Das Mengenverhältnis der artspezifischen, kernabhängigen Merkmalsstoffe, das bei der Bildung des ersten Hutes vorlag, bleibt bei der Bildung weiterer Hüte erhalten. Dies gilt auch für kernlose Teile, die nach Entfernung der Kerne neue Hüte bildeten.

5. Artverschiedene Transplantate sind in der generativen Phase Störungen unterworfen und können in der vegetativen Phase Störungen unterworfen sein. Es wird geschlossen, daß die gefundenen Störungen verschiedene Ursachen besitzen.

II. Für die artspezifischen, kernabhängigen Substanzen besteht in der Acetabularien-Zelle ein apikal-basales Konzentrationsgefälle.

III. Mehrkernwirkungen konnten an mehrkernigen artgleichen und artverschiedenen Transplantaten nicht festgestellt werden. Insbesondere ergab sich für Systeme, die sich nur in der Kernzahl unterscheiden:

1. Sowohl in Prozessen der Eiweißsynthese als auch hinsichtlich der Zahl und Art neu entstehender Differenzierungen unterschieden sich einkernige und mehrkernige Systeme nicht. Dies gilt auch hinsichtlich der Leistungen solcher Systeme nach Entfernung der Kerne.

2. Die Prüfung der Kern- und Nucleolengrößen ergab, daß diese bei zweikernigen Systemen gegenüber einkernigen verringert ist.

3. Aus den Befunden muß gefolgert werden, daß in mehrkernigen Systemen eine Verminderung der Kernwirkung auf das Cytoplasma erfolgt, daß diese aber ihrerseits von der Energieproduktion im Cytoplasma abhängt.

## Literatur.

BEALE, G. H.: Antigen variation in Paramaecium aurelia variety 1. Genetics **37** (1952). — BETH, K.: Ein- und zweikernige Transplantate verschiedener Acetabulariaceen. Naturwiss. **31** (1943a). — Entwicklung und Regeneration von Acicularia Schenkii. Z. Vererbungslehre **81** (1943b). — Ein- und zweikernige Transplantate zwischen Acetabularia mediterranea und Acicularia Schenckii. Z. Vererbungslehre **81** (1943c). — Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes auf die Formbildung von kernhaltigen und kernlosen Acetabulariazellen. Z. Naturforsch. **8b** (1953a). — Über den Einfluß des Kernes auf die Formbildung von Acetabularia in verschiedenen Entwicklungsstadien. Z. Naturforsch. **8b** (1953b). — BRACHET, J.: Le rôle des acides nucléiques dans la vie de la cellule et de l'embryon. Actualités biochimiques **16** (1952). — CASPERSSON, T. O.: Cell growth and cell function. New York 1950. — CUMLEY, R. W., and M. R. IRWIN: Immunogenetic studies of species: Segregation of serum components in backcross individuals. Genetics **27** (1942). — CUMLEY, R. W., M. R. IRWIN and L. J. COLE: Genic control of species-specific antigens of serum. J. of Immun. **47** (1943). — HÄMMERLING, J.: Entwicklung und Formbildungsvermögen von Acetabularia. I. Biol. Zbl. **51** (1931). — Entwicklung und Formbildungsvermögen von Acetabularia. II. Biol. Zbl. **52** (1932). — Über formbildende Substanzen bei Acetabularia mediterranea, ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Herkunft. Arch. Entw.-mechan. **131** (1943a). — Über Genomwirkungen und Formbildungsfähigkeit be Acetabularia. Arch. Entw.-mechan. **132** (1934b). — Entwicklungsphysiologische und genetische Grundlagen der Formbildung bei der Schirmalge Acetabularia. Naturwiss. **22** (1934c). — Regenerationsversuche an kernhaltigen und kernlosen Zellteilen von Acetabularia Wettsteinii. Biol. Zbl. **54** (1934d). — Studien zum Polaritätsproblem 1—2. Zool. Jb. **56** (1936). — Über die Bedingung der Kernteilung und Cystenbildung bei Acetabularia mediterranea. Biol. Zbl. **59** (1939). — Transplantationsversuche zwischen Acetabularia mediterranea und crenulata. Not. Ist. biol. Rovigno **2**, 18 (1940). — Entwicklung und Regeneration von Acetabularia crenulata. Z. Vererbungslehre **81** (1943a). — Ein- und zweikernige Transplantate zwischen Acetabularia mediterranea und Acetabularia crenulata. Z. Vererbungslehre **81** (1943b). — Über eine Modifikation bei Acetabularia mediterranea. Biol. Zbl. **64** (1944). — Zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung verschiedener Dasycladaceen. Arch. Protistenkde **97** (1944b). — Dreikernige Transplantate zwischen Acetabularia crenulata und mediterranea. Z. Naturforsch. **1** (1946a). — Neue Untersuchungen über die physiologischen und gentischen Grundlagen der Formbildung. Naturwiss. **11** (1946b). — Nucleocytoplasmatic relationship in the development of Acetabularia. Internat. Rev. Cytology **2** (1953). — Nucleus and Cytoplasm in Acetabularia. 8. Congr. Internat. de Bot., Paris 1954 (im Druck). — HÄMMERLING, J., u. H. STICH: Über die Aufnahme von $^{32}P$ in kernhaltige und

kernlose Acetabularien. I. Z. Naturforsch. **9**b (1953). — IRWIN, M. R.: A genetic analysis of species differences in Columbidae. Genetics **24** (1939). — IRWIN, M. R., and C. J. COLE: Immunogenetic studies of species and of species hybrids in doves and the separation of species-specific substances in the backcross. J. of Exper. Zool. **73** (1936). — IRWIN, M. R., and R. W. CUMLEY: Immunogenetic studies of species: qualitative differences in the serum of backcross progeny folloing a generic cross in birds. Genetics **27** (1942). — ITANO, H. A.: Human hemoglobin. Science (Lancaster, Pa.) **117** (1953). — LANDSTEINER, K., and VAN DER SCHEER: Serological examination of a specieshybrid. I. On the inheritance of species-specific qualities. J. of Immun. **9** (1924). — LORCH, I. J., and J. F. DANIELLI: Transplantation of nuclei from cell to cell. Nature (Lond.) **166** (1950). — LORCH, I. J., and J. F. DANIELLI: Nuclear transplantation in Amoebae. II. The immediate results of transfer of nuclei between Amoeba proteus and Amoeba discoides. Quart. J. Microscop. Sci. **94** (1953). — MASCHLANKA, H.: Zweikernige Transplantate zwischen Acetabularia crenulata und Acicularia Schenckii. Naturwiss. **31** (1943a). — Cytologische Untersuchungen an Algen aus der Familie der Dasycladaceen. Naturwiss. **31** (1943b). — Kernwirkungen in artgleichen und artverschiedenen Acetabularia-Transplantaten. Biol. Zbl. **65** (1946). — NEEL, J. V.: The inheritance of sickle-cell anemia. Science (Lancaster, Pa.) **110** (1949). — PAULING, L., H. A. ITANO, S. J. SINGER and J. C. WELLS: Sickle-cell anemia, a molecular disease. Science (Lancaster, Pa.) **110** (1949). — SCHROEDER, W. A., L. M. KAY and J. C. WELLS: Aminoacid composition of hemoglobins of normal negroes and sickle-cell anemics. J. of Biol. Chem. **187** (1951). — SCHULZE, K. L.: Cytologische Untersuchungen an Acetabularia mediterranea und Acetabularia Wettsteinii. Arch. Protistenkde **92** (1939). — SCHWARTZ, V.: Über die Physiologie des Kerndimorphismus bei Paramaecium bursaria. Z. Naturforsch. **6**b (1947). — SONNEBORN, T. M.: The cytoplasm in heredity. Heredity (Lond.) **4** (1950). — Some current problems of genetics of Paramaecium and Euplotes. Adv. Genet. **1** (1951). — STICH, H.: Experimentelle karyologische und cytochemische Untersuchungen an Acetabularia mediterranea. Z. Naturforsch. **6**b (1951). — Der Nachweis und das Verhalten von Metaphosphaten in normalen, verdunkelten und trypaflavinbehandelten Acetabularien. Z. Naturforsch. **8**b (1953). — STICH, H., u. J. HÄMMERLING: Der Einbau von $^{32}P$ in die Nukleolarsubstanz des Zellkernes von Acetabularia mediterranea. Z. Naturforsch. **8**b (1953). — WELLS, J. C., and H. A. ITANO: Ratio of sickle-cell anemia hemoglobins to normal hemoglobin in sicklemics. J. of Biol. Chem. **188** (1951).

Dr. GÜNTHER WERZ, Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg.

Planta, Bd. 46, S. 154—178 (1955).

Aus der forsttechnischen Abteilung für Wildbach- und Lawinenverbauung,
Sektion Innsbruck, Lawinenforschungsstelle.

# DIE BEDEUTUNG DES LICHTES UND DER TEMPERATUR FÜR DIE KOHLENSÄUREASSIMILATION VON *PINUS CEMBRA*-JUNGWUCHS AN EINEM HOCHALPINEN STANDORT.

Von

WALTER TRANQUILLINI.

Mit 8 Textabbildungen.

*(Eingegangen am 23. Mai 1955)*

## Einleitung.

Wir haben heute gut fundierte Kenntnisse, welche Faktoren die pflanzliche Kohlensäureassimilation beeinflussen und wie sie dies tun. Doch ist die quantitative Analyse noch lückenhaft und die Ergebnisse widersprechen sich teilweise (vgl. LUNDEGÅRDH 1954, S. 146ff. und die dort zitierte Literatur).

Zur Aufklärung dieser Zusammenhänge benutzte man seit jeher das physiologische Experiment. Man nimmt die Pflanze bewußt aus ihrer natürlichen Umwelt, isoliert sie also und untersucht die Abhängigkeit der Gaswechselvorgänge von einem oder zwei Faktoren, indem man diese beliebig variiert und alle andern möglichst konstant und optimal hält.

Die auf solchem Wege gefundenen Optima der Assimilation für die einzelnen Faktoren müssen sich aber nun keineswegs decken mit den ökologischen, am Standort auftretenden Optima derselben Pflanze, 1. weil die Konstanthaltung und willkürliche Dosierung der Faktoren im Experiment einen Eingriff in ihr natürliches Zusammenspiel darstellt und sicher die Reaktion auf den zu untersuchenden Faktor beeinflußt. Wir wissen, daß nicht allein die im Augenblick der Messung vorliegende Faktorenkonstellation den momentanen Assimilationswert bestimmt, sondern auch die vorangegangene Faktorenkonstellation, und, daß die Zeitdauer ihrer Einwirkung von entscheidender Bedeutung ist (HARDER 1930, 1933, PRECHT 1949); 2. können durch die gegenseitige Beeinflussung aller Pflanzen innerhalb der natürlichen Lebensgemeinschaft die physiologischen Optima entscheidend verschoben werden (ELLENBERG 1952).

Daher ist es unerläßlich, die physiologische Faktorenanalyse durch die ökologische zu ergänzen, indem man die Assimilation am natürlichen Standort mißt. Versucht man aus dem so im Laufe eines Tages ermitteltem Zahlenmaterial die Abhängigkeit der Assimilation von einem Standortfaktor (z. B. von der Lichtintensität) herauszuarbeiten, muß man allerdings erkennen, daß alle anderen Faktoren an dieser Kurve mitgewirkt haben, in der einmaligen Konstellation dieses einen Meßtages. Die ökologische Abhängigkeitskurve eines einzelnen Tages erhält dadurch den Charakter einer gewissen Zufälligkeit. Diese Zufälligkeit kann weitgehend eingeschränkt werden, wenn man den Beobachtungszeitraum ausdehnt und statt bloß einen Standortfaktor zu fassen das Zusammenspiel der wichtigsten Faktoren verfolgt. Die noch verbleibende Abweichung von einer klaren Gesetzmäßigkeit stellt die natürliche, ökologische Streuungsbreite dar.

Auf dem Verhalten in der natürlichen Umwelt beruhende Darstellungen über die Abhängigkeit der Assimilation von diesen Umweltsbedingungen (ökologische

Abhängigkeitskurven) sind in der Literatur spärlich anzutreffen (CARTELLIERI 1940, POLSTER 1950, PISEK und TRANQUILLINI 1954). Sie berücksichtigen meist nur den Lichtfaktor nud gründen sich auf Einzelmeßtage, tragen also damit den schon eingangs erwähnten Mangel einer gewissen Zufälligkeit in sich und sind durch die Unzulänglichkeit älterer Assimilationsapparaturen nur sehr locker belegt und mit einer mehr durch die Apparatur als durch das Objekt verursachten Streuung der Meßpunkte behaftet. Erst die Möglichkeit sowohl die Assimilationsgröße, als auch die beiden wichtigen Faktoren Licht und Blattemperatur beinahe lückenlos zu registrieren (TRANQUILLINI 1952, 1954) schaffte die Voraussetzung, die ersten Kenntnisse auf diesem Gebiet zu vertiefen und zu erweitern.

Die Untersuchungen wurden in der experimentell-ökologisch noch sehr wenig erforschten Region der inneralpinen Waldgrenze durchgeführt. Ihr Objekt war die Zirbelkiefer (*Pinus cembra* L.), deren Assimilation erstmals und meines Wissens einzig CARTELLIERI 1935 zu bearbeiten begonnen hat. Im Bereich der teilweise stark entwaldeten Zentralalpentäler ist die Zirbe eine der wichtigsten Holzarten, deren Standortsansprüche zu ergründen daher einen der Hauptpunkte im Arbeitsplan der Tiroler Wildbach- und Lawinenverbauung bildet (HAMPEL 1954).

Die spätestens in der Rißzeit aus Sibirien in die Alpen eingewanderte Zirbe (GAMS 1936) bildet hier vorwiegend auf Urgestein allein oder zusammen mit der Lärche und allenfalls der Fichte die Waldgrenze, vor allem in Nord- und Westlagen, während sie auf den Südhängen völlig fehlt (RIKLI 1909). Der äußerst wind- und frostharte Baum (PISEK und SCHIESSL 1939/46) hat sein Hauptverbreitungsgebiet im nordöstlichen Rußland und Sibirien, ein kleineres in den Alpen und Karpaten. Es liegt im kontinentalen Klima und fällt mit dem Gebiet größter Massenerhebungen zusammen (RUBNER 1934).

*Standortbeschreibung und Auswahl der Versuchspflanzen.*

Die Versuche wurden im Herbst 1953 auf dem Versuchsgelände der bioklimatischen Station der Wildbach- und Lawinenverbauung, Sektion Innsbruck, durchgeführt. Die Station war im Frühjahr desselben Jahres auf einem großteils bewaldeten, nach Westen schauenden, etwa 60% geneigten Hang des Gurglertales (inneres Ötztal, Nordtirol) in 1940 m Seehöhe errichtet worden (AULITZKY 1955). Der etwa 10 m hohe Zirben-Lärchen-Mischbestand ist im Stationsbereich durch eine 50 m breite und 80 m lange Lichtung unterbrochen, auf der sich wieder zahlreiche Jungzirben anzusiedeln beginnen.

Dieser Jungwuchs, der in dem die Lichtung beherrschenden Alpenrosen-Heidelbeerzwerggesträuch (subalpine Assoziation des *Rhododendretum ferruginei vacciniosum myrtilli*) natürlich aufgegangen ist, stellte im wesentlichen das Pflanzenmaterial für die Untersuchungen, aus dem typische Schatten- und Sonnenstücke von 10—20 cm Höhe (was in

dieser unwirtlichen Höhe einem Alter von 4—17 Jahren entspricht) gewählt wurden[1].

Schattenzirben finden wir im mehr oder weniger lockeren Alpenrosengebüsch (Übergang zwischen *Rhododendretum ferruginei* und *Vaccinietum myrtilli*) und am Südrand der Lichtung, der auch zur Zeit des höchsten Sonnenstandes kaum direkte Sonnenstrahlung erhält, Sonnenzirben nur im Bereich der Lichtungsmitte, die über die ganze Vegetationsperiode von der Sonne bestrahlt wird; infolge Horizonteinengung dauert diese Bestrahlung im herbstlichen Versuchszeitraum allerdings nur 5 Std (von 11—16 Uhr) an.

Die beiden in dieser Arbeit vorwiegend analysierten Pflanzen lassen sich wie folgt beschreiben:

*Tabelle 1.*

| | Schattenzirbe (Nr. 22) | Sonnenzirbe (Nr. 18) |
|---|---|---|
| Gesamthöhe über dem Boden . . | 18 cm | 16 cm |
| Kronenlänge . . . . . | 10 cm | 10 cm |
| Stammdurchmesser . . . . . | 4,5 mm | 3,0 mm |
| Alter . . . . . | 11 Jahre | 6 Jahre |
| Nadelfrischgewicht . . . . . | 2,423 g | 1,619 g |
| Nadeltrockengewicht . . . . . | 1,010 g | 0,717 g |
| Wassergehalt in % Trockengewicht | 139,9 | 125,8 |
| Osmotischer Wert (kryoskop.) . . | 20,1 at | 26,06 at |
| Oberflächenentwicklung[1] . . . . | 2,05 $dm^2/g$ Tr.gew. | 1,72 |
| Standort . . . . . | unter lockerem Alpenrosengebüsch in 7 m Abstand vom Waldrand | freistehend in 15 m Abstand vom südlichen Waldrand |
| Mögliche Besonnungsdauer am 23. 9. in Stunden. . . . . | 0 (bloß Sonnenflecken) | 5 (von 11—16 Uhr) |

[1] Die Werte stammen von einem anderen Zirbenpaar und sollen lediglich die auftretenden Unterschiede kennzeichnen.

## Methodik.

### *1. Die registrierende Messung der $CO_2$-Assimilation.*

Die am natürlichen Standort belassenen Versuchsobjekte wurden in luftdurchströmte Glasküvetten eingeschlossen, der durch die Assimilation verringerte $CO_2$-Gehalt der Luft am Ausgang der Küvetten abwechselnd mit deren ursprünglichen $CO_2$-Gehalt mittels URAS und Gasumschalter kontinuierlich registriert. Bezüglich der Details der Meßanordnung ver-

[1] Objekte dieser Größe wurden bevorzugt, weil sie für die Aufforstung der entwaldeten Hochlagen Verwendung finden und über ihr ökologisches Verhalten dringend Unterlagen benötigt werden. Sie haben nebenbei den Vorteil, daß sich ihre Krone bequem in eine Assimilationskammer einpassen läßt, wodurch der Gaswechsel des gesamten oberirdischen Teiles der Pflanze gemessen werden kann, ohne den unsicheren Schluß vom Teil auf die ganze Pflanze ziehen zu müssen.

weise ich auf die Darstellung in einer früheren Arbeit (TRANQUILLINI 1952).

Während das Gasanalysengerät, sowohl was seine Funktion als seine Empfindlichkeit betrifft, stets voll befriedigte, trotzdem es an unserem hochalpinen Standort extremen Beanspruchungen ausgesetzt war (vgl. HUBER und POMMER 1954), bereitete das Prinzip der kontinuierlichen Messung, die einen Einschluß des Versuchsobjektes in die Assimilationskammer über längere Zeit (24—240 Std) notwendig machte, große Schwierigkeiten. Die Pflanze steht bei dieser Meßmethode ohne Zweifel längere Zeit unter unnatürlichen Umweltsverhältnissen, besonders was ihre Temperatur und ihre Belüftungsverhältnisse, vielleicht auch die Luftfeuchtigkeit ihrer Umgebung betrifft. Diese Störung wird untragbar, wenn auf die Küvette volles Sonnenlicht auftrifft. Dann werden die Nadeln abnorm überwärmt (TRANQUILLINI 1954), die Innenwände der Küvette sind durch Kondenswasser beschlagen, der $CO_2$-Gehalt am Kammerausgang sinkt bei maximaler Assimilation beträchtlich unter den Normalwert und tritt dadurch als die Assimilation begrenzender Faktor in Erscheinung (EGLE und SCHENK 1952). So wird das Prinzip der laufenden Registrierung, das eine Überlegenheit gegenüber der älteren, inzwischen verfeinerten Methode der kurzfristigen Assimilationsbestimmung (STOCKER 1954) bedeutet, gleichzeitig ein schwerwiegender Nachteil. Er kann überwunden werden, wenn es gelingt, das Küvettenklima weitgehend dem Außenklima anzupassen. Dies läßt sich erreichen, wenn 1. die störenden Wärmestrahlen vor Eintritt in die Kammer durch Filter unschädlich gemacht werden (TRANQUILLINI 1954) und 2. die Luft die Kammer rascher als bisher durchspült und dadurch Wärme und Wasserdampf wirksam abführt, einer $CO_2$-Verarmung entgegenwirkt und die Belüftungsverhältnisse in der Kammer der natürlichen Luftbewegung näherbringt.

Während sich die Wärmefilterung sowohl durch optisches Glas, als auch durch einen Wassermantel um die Küvette (BOSIAN 1953) durchführen läßt, ist die erhöhte Strömungsgeschwindigkeit lediglich eine Frage leistungsfähigerer Pumpen, da ja in der Empfindlichkeit des URAS noch wertvolle Reserven liegen.

Da die Erfahrungen über die methodischen Mängel der Messungen erst nach und nach gewonnen wurden und sowohl Wärmefilter als auch stärkere Pumpen in dieser Zeit nicht mehr besorgt werden konnten, mußte das umfangreiche Registriermaterial der Vegetationsperiode 1953 kritisch gesichtet werden, um zu ökologisch brauchbaren Ergebnissen zu kommen. Es werden daher in dieser Arbeit nur jene Assimilationsaufnahmen behandelt, für die stets 2 Voraussetzungen zutreffen:

1. Die Nadeltemperatur in der Küvette ist gleich der Nadeltemperatur einer frei exponierten Vergleichspflanze.

Diese Bedingung war bei allen Objekten, die im Schatten standen jederzeit, bei freistehenden Pflanzen nur an völlig bewölkten bzw. sonnenlosen Tagen erfüllt.

2. Die durch die Photosynthese verursachte Abnahme des $CO_2$-Gehaltes der die Küvette durchströmenden Luft wirkt nicht begrenzend auf die Assimilation.

Diese Bedingung war erfüllt, wenn das Nadeltrockengewicht der Versuchspflanze kleiner ist als 1 g — vorausgesetzt eine Strömungsmenge von 25 Liter/Std (mehr konnten die damals vorhandenen Pumpen gegen den Leitungswiderstand der bis 50 m langen Polyäthylenschläuche nicht fördern).

*2. Die registrierende Messung der Lichtintensität und der Nadeltemperatur.*

Beide Faktoren lassen sich heute, wenn auch mit einer gewissen Problematik, messen und sogar registrieren, ohne die kontinuierliche Assimilationsbestimmung durch diese Messungen stören oder gar unterbrechen zu müssen.

Zur *Lichtmessung* wurden Selen-Photoelemente nach Dr. B. LANGE verwendet. Die lichtempfindliche Schicht wurde horizontal in der Nähe der Küvette exponiert und war durch weiße Opalglasfilter vor Überbelichtung geschützt. Dadurch konnten Ermüdungserscheinungen, die sich bei Dauerexposition störend bemerkbar machen (SAUBERER 1947, NÄGELI 1940), auf ein erträgliches Maß abgemildert werden.

Der Photostrom wurde mit einem Drehpulsschreiber der Fa. Ph. Schenk, Wien, in Abständen von 20 sec registriert, die linear geteilte Schreiberskala mehrmals im Versuchszeitraum mit einem Standard-Luxmeter geeicht. Die Empfindlichkeit der Anzeige konnte durch Änderung der Widerstände am Schreiber beliebig variiert werden, so daß dem maximalen Licht des Standortes ein möglichst großer Ausschlag am Schreiber entsprach.

Beim Vergleich der auf solche Weise gemessenen Lichtintensität mit der momentanen Assimilationsgröße einer Jungzirbenkrone, wenn man die noch unverzweigten Primärsprosse so nennen will, ist folgendes zu berücksichtigen: die im Innern der Krone gelegenen Nadeln haben infolge Beschattung durch die peripheren Nadeln einen geringeren Lichtgenuß als die Photozelle angibt und zwar wird dieser um so kleiner sein und mehr Nadeln betreffen, je dichter die Krone ausgebildet ist. Außerdem wird die maximale Ausleuchtung bei lockeren Kronen schon bei geringeren Lichtintensitäten erfolgen als bei dichten. Es erhält daher eine dicht benadelte Zirbe weniger Licht und wird je Gewichts-

einheit weniger assimilieren als eine locker benadelte, jedoch ihre Assimilation bis zu höheren Lichtwerten steigern[1].

Da das komplizierte Lichtklima eines Zirbenbüschels nicht exakt erfaßt werden kann[2] ist beim Vergleich der Lichtabhängigkeit der Assimilation verschieden dichter Kronen und vor allem von Nadeltrieben und Laubblättern Vorsicht geboten.

Die spektrale Empfindlichkeit der Photozelle entspricht jener des Auges und nicht der Absorptionskurve des Chlorophylls. Dadurch wird das Mittagslicht im frei besonnten Gelände und vor allem der Grünschatten an Standorten unter Pflanzenblattschirm überbewertet. Die in letzter Zeit vorgeschlagene Filterung des auf die Photozellen fallenden Lichts (Nuernbergk 1954, Roussel 1953) konnte bei der vorliegenden Arbeit noch nicht berücksichtigt werden.

Die *Messung der Nadeltemperatur* muß 2 Forderungen gerecht werden: 1. der Meßkörper darf keine nennenswerte Strahlungsabsorption aufweisen und muß 2. die mittleren Temperaturverhältnisse der Nadeln einer Versuchspflanze wiedergeben. Aus diesen Gründen schieden thermoelektrische Messungen aus. Nach einigen Vorversuchen wurde als geeigneter Temperaturfühler ein 27 cm langer, blanker Platindraht gefunden, der infolge seines geringen Durchmessers (0,026 mm) die erste Forderung erfüllte. Dieser Draht wurde spiralig in die Zirbenkrone gelegt, so daß er die Nadeln der Versuchspflanze an möglichst vielen Stellen berührte. Zwischen diesen zahlreichen Berührungsstellen lief er in der die Nadeln umgebenden Luft. Wir erhalten also streng genommen nicht die Nadeltemperatur, sondern eine Mischtemperatur von Nadeln und Luft. Der dadurch entstehende Fehler ist um so geringer einzuschätzen, als die Nadeln selbst bei voller Besonnung nur 1—2° wärmer sind als die umgebende Luft, wie Punktmessungen mit strahlungsunempfindlichen Haardraht-Thermoelementen (0,02 mm) ergaben. Bei diffusen Beleuchtungsverhältnissen entspricht die Platindrahtmessung vollkommen der mittleren Nadeltemperatur der Versuchspflanze.

An den Draht wurde eine Spannung von 6 V angelegt. Der Strom, der durch den Draht fließt, ändert seine Stärke mit dem temperaturabhängigen Widerstand und konnte mit einem Kreuzspulschreiber der Fa. Schenk registriert werden. Die Eichung der Platinthermometer

[1] Diese Überlegungen gelten nur unter der Voraussetzung, daß alle Nadeln der Krone physiologisch gleichwertig sind, was bei der Kleinheit der Krone anzunehmen ist, und können nicht auf Baumkronen übertragen werden (Pisek und Tranquillini 1954).

[2] Auch der Versuch, das Licht durch eine kugelförmige Photozelle zu messen (Wassink und Scheer 1951) führt zu keiner Lösung dieses Problems.

erfolgte vor und nach dem Meßzeitraum im Luftstrom eines Aßmann-Thermometers.

Die Nadeltemperatur der Küvettenzirbe wurde stets mit der einer frei stehenden Vergleichspflanze verglichen, um ständig eine Kontrolle über den Grad der Überwärmung in den Küvetten zu haben.

*3. Durchführung der Messungen und ihre Auswertung.*

Nach Installation der Platinwiderstandsthermometer und der in eine regendichte Fassung eingeschlossenen Selenphotozellen wurde der Stamm der Versuchspflanze sorgfältig mit Watte in die Grundplatte der Assimilationsküvette eingedichtet, diese hernach über die Krone gestülpt und mit Schrauben fest an den Filz der Grundplatte angepreßt[1] (vgl. TRANQUILLINI 1954, Abb. 2). Von der Dichtheit der Küvette überzeugt man sich durch Messung der Strömungsmenge an ihrem Ein- und Ausgang.

Die Strömungsmenge betrug durchschnittlich 25 Liter/Std, was einer Strömungsgeschwindigkeit in der Küvette von etwa 0,3 cm/sec entspricht. Beide Werte waren gegeben durch die begrenzte Förderleistung der Maihak-Membranpumpe Gf 16 und den Leitungswiderstand der 50 m langen Schlauchleitungen[2] (innerer Durchmesser 2 mm). Da die Strömungsmenge im Laufe des Tages in gewissen Grenzen schwankt, obschon die Pumpen an einen Spannungskonstanthalter angeschlossen waren, mußte sie mehrmals im Tage mit Hilfe eines geeichten Rotameters (Meßbereich 0—45 Liter/Std) abgelesen und korrigiert werden. Dabei ist zu beachten, daß das Rotameter nicht unmittelbar vor oder hinter den stoßweise arbeitenden Membranpumpen angeschlossen wird, sondern am Anfang (Küvetteneingang) oder Ende (URAS-Ausgang) des gesamten Strömungssystems, weil es sonst die Stoßspitzen und nicht die wahre, mittlere Förderleistung der Pumpen anzeigt. Ein Vergleich der Strömungsmenge an den beiden Endpunkten des Systems gibt auch die notwendige Kontrolle über die Dichtheit des Gasweges.

Das Trocknen der zur Analyse kommenden Luft besorgte in kleine U-Röhren gefülltes Blaugel, das meist nur einmal im Tage gewechselt werden brauchte.

Das System hat infolge seines Volumens eine gewisse Trägheit. $CO_2$-Konzentrationsänderungen am Standort werden erst mit einer zeit-

[1] Heute verwenden wir an Stelle der wärmespeichernden Glocke aus Glas solche aus Cellonfilm; die hölzerne Grundplatte wird durch eine Nylonmanschette ersetzt. Schon durch diese Materialänderung allein vermeidet man allzustarke Überwärmungen in der besonnten Küvette.

[2] Da Glasleitungen in dem steinigen, unebenen Gelände wegen hoher Bruchgefahr nicht in Frage kamen, wurden Polyäthylenschläuche verwendet, die auch bei ungünstigsten Versuchsbedingungen am Prüfstand der BASF praktisch keine $CO_2$-Diffusion und -Adsorption aufweisen.

lichen Verzögerung vom Schreiber verzeichnet. Dieser Anzeigeverzug betrug jedoch in unserem Fall kaum 1 min und dürfte lediglich sehr kurzfristige Schwankungen des $CO_2$-Gehaltes — falls solche wirklich vorhanden sind — ausgleichen, hat jedoch keinen Einfluß auf die Messung des Tagesverlaufs der Assimilation.

Der URAS wurde mit seinen Zusatzgeräten in einer heizbaren Baracke im oberen Teil der Lichtung aufgebaut. Die notwendige Betriebsspannung von 220 V stand dank einer im Auftrag der Wildbachverbauung von der TIWAG errichteten Niederspannungsfreileitung in der Baracke zur Verfügung. Die Netzspannungsschwankungen wurden mit demselben Spannungskonstanthalter, an dem die 6 Pumpen angeschlossen waren, ausgeglichen. Wenn die Außentemperatur stark sank, sorgte ein elektrischer Ofen für die Erhaltung der notwendigen Betriebstemperatur.

Die Empfindlichkeit des URAS (1 Skalenteil = 0,001 Vol.-% $CO_2$) wurde wie bei den Versuchen in Grafrath (1951) auf das Doppelte erhöht, die 50teilige Schreiberskala mit 3 Eichgasen täglich geeicht. Die Eichkurve ist bei so hoher Empfindlichkeit praktisch eine Gerade. Bei dieser Empfindlichkeit entsprach einem Schreiberausschlag von 1 Skalenteil eine Konzentrationsänderung von 0,0005 Vol.-%.

Nachdem 6 Pumpen zur Verfügung standen, konnten auch alle 6 Anschlüsse am Gasumschalter und alle Farben am Schreiber ausgenützt werden. Da für jede Assimilationsmessung 2 Gasproben benötigt werden ($CO_2$-Konzentration vor und hinter der Küvette), konnten mit dieser Anordnung gleichzeitig 3 Pflanzen auf ihre Assimilation fortlaufend untersucht werden. Die Punktfolge des Schreibers beträgt 1 min. Man erhält also den Verlauf der Assimilation einer Pflanze durch Aneinanderreihung von Meßpunkten, die in Abständen von 6 min aufeinanderfolgen.

Da der Licht- und Temperaturschreiber eine Punktfolge von 20 sec hat, entsprechen jedem Assimilationswert 3 Licht- bzw. Temperaturwerte.

Die *Auswertung der Registrierstreifen.* 1. Licht: Es wurden je 3 aufeinanderfolgende Meßpunkte gemittelt und aus der Eichkurve die diesem Mittelwert entsprechende Lichtintensität in Lux abgelesen.

2. Temperatur: Auch hier Mittelung von je 3 Meßpunkten, Ablesung der Temperatur direkt aus dem in °C geeichten Registrierstreifen. Anbringung einer Korrektur, die sich aus der Abweichung der Streifeneinteilung von der empirischen Eichung ergibt.

3. $CO_2$-Assimilation: Bestimmung der Differenz zwischen dem stets aufeinanderfolgenden Meßpunkt der Küvetten- und Vergleichsluft in Skalenteilen, Umrechnung dieser Differenz in Vol.-% aus der linearen Eichkurve und in mg $CO_2$ je Liter Luft (1 Vol.-% $CO_2$ = 18,56 mg $CO_2$

je Liter bei 18° C und 760 mm Hg), Multiplikation dieses Wertes mit dem Tagesdurchschnitt der Strömungsmenge (Liter/Std) und Division durch das Trockengewicht der Nadeln der Versuchspflanze, das am Ende der Versuche bestimmt wurde. Die Assimilation wird also stets in mg $CO_2$/g Trockengewicht und Stunde angegeben.

Das Zahlenmaterial (je Tag und Pflanze je 240 Assimilations-, Licht- und Temperaturwerte) wurde nach folgenden Gesichtspunkten verarbeitet: 1. Darstellung der Tagesgänge der Nettoassimilation und der Faktoren Licht und Temperatur. Um ausgeglichenere Kurven zu erhalten und beim Vergleich der Kurven untereinander Analysenfehler zu vermeiden, die durch kleine Zeitdifferenzen im Gang der verschiedenen Schreiber oder durch die örtliche Verschiedenheit der Aufstellung der Photozelle und Küvette entstehen (z. B. wenn Schatten beide nicht genau zur selben Zeit erreichen), wurden die Assimilations-, Licht- und Temperaturwerte über den Zeitraum einer $^1/_2$ Std rechnerisch gemittelt.

2. Darstellung der Abhängigkeit der Nettoassimilation vom Licht ohne Rücksicht auf die dabei herrschende Temperatur (ökologische Lichtabhängigkeitskurven).

3. Darstellung der Assimilation bei einer bestimmten Lichtstärke als Funktion der mit ihr gleichzeitig auftretenden Temperatur.

4. Ermittlung der Tagessumme der Nettoassimilation und Gegenüberstellung mit der Lichtsumme des Tages (Addition der Stundenmittel der Beleuchtungsstärke) und dem Temperaturmittel der hellen Tagesstunden (6—18 Uhr).

5. Ermittlung der Nachtsumme der Atmung und Gegenüberstellung mit dem Temperaturmittel der Nachtstunden (18—6 Uhr).

## Ergebnisse.

### *1. Der Tagesverlauf der Nettoassimilation. Die ökologische Abhängigkeit der Nettoassimilation von den Faktoren Licht und Nadeltemperatur. Die Temperaturgrenzen des Lebens von Jungzirben.*

Sobald es am Morgen genügend hell wird, läuft die Photosynthese an (Abb. 1 und 2) und erreicht bei einer bestimmten Lichtstärke dieselbe Größe wie die gleichzeitig stattfindende Atmung (Kompensationspunkt der Assimilation). Die zur Kompensation nötige Lichtstärke ist jedoch nicht konstant, sondern schwankt von Tag zu Tag, je nach der gerade herrschenden Temperatur, die die Assimilation (Brutto) und besonders die Atmung und damit auch den Nettogewinn maßgeblichst beeinflußt. Das Kompensationslicht ist aber auch abhängig von der Anpassung der Pflanzen: so kompensiert die an den geringen Lichtgenuß ihres Standorts (rund 29% des freien Tageslichtes) angepaßte Schattenzirbe Nr. 22 im Mittel von 7 Versuchstagen die Atmung bei 150 Lux, während die im vollen Licht der Lichtungsmitte stehende Sonnenzirbe Nr. 18 die gleiche

Leistung — bei gleicher Temperatur — erst bei durchschnittlich 500 Lux vollbrachte.

Diese Unterschiede im Verhalten von Sonnen- und Schattenpflanzen sind längst bekannt (LUNDEGÅRDH 1922, BOYSEN JENSEN 1932) und wurden erst kürzlich im Freilandversuch für Sonnen- und Schattenblätter älterer Baumkronen bestätigt (PISEK und TRANQUILLINI 1954), werden jedoch von BOYSEN JENSEN allein der verschiedenen Atmungsintensität von Sonnen- und Schattenpflanzen zugeschrieben. Aus einer Analyse der Temperaturabhängigkeit der Atmung (Abb. 8) ergibt sich jedoch in meinem Fall eindeutig, daß beide Individuen — wenigstens im Dunkeln — gleich stark atmen, die Unterschiede also im Assimilationsapparat bzw. -mechanismus gelegen sein müßten.

Wie am Morgen finden wir auch am Abend vor eintretender Dunkelheit kurz vorübergehend Kompensation, die — ähnliche Temperatur vorausgesetzt — bei derselben Lichtstärke wie am Morgen erreicht wird. Dazwischen spannt sich der Bogen der Überschußproduktion während des Tages (Nettoassimilation), die im Durchschnitt der Versuchsperiode täglich 11 Std (von $6^{30}$—$17^{20}$ Uhr) andauerte und im folgenden näher analysiert werden soll.

In Abb. 1 und 2 wurde für die Schatten- und die Sonnenzirbe je ein vergleichbarer Tagesgang der Nettoassimilation, des Lichtes und der Nadeltemperatur dargestellt. Beide Tage zeichnen sich aus durch starke, jedoch mehrmals aufhellende Bewölkung. Man erkennt, daß beide Assimilationskurven dem wechselvollen Verlauf der Lichtstärke streng folgen. Die maximale Assimilationsintensität (2,5 mg/g Tr.gew.h) liegt in derselben Größenordnung wie sie CARTELLIERI 1935 für die Zirbe ermittelte.

Trägt man die Assimilationswerte dieser beiden Tage als Funktion der gleichzeitig am Standort gemessenen Lichtstärke auf (ökologische Lichtabhängigkeitskurven in Abb. 1 und 2), ohne Rücksicht auf die dabei zufällig herrschende Temperatur, erkennt man, daß die Assimilation beider Zirben an trüben Tagen ausschlaggebend vom Licht gesteuert wird. Zum selben Ergebnis kommt CARTELLIERI 1940, als er erstmalig die ökologische Lichtabhängigkeit hochalpiner Blütenpflanzen untersuchte. Während aber seine Werte (Fig. 13—18) oftmals sehr stark streuen, ordnen sich meine Meßwerte so klar um eine Mittellinie, daß Spaltenregulationen und damit Wasserhaushaltseinflüsse höchstens bei den allerobersten Lichtstärken hereinspielen, im übrigen aber mit Sicherheit ausgeschlossen werden können.

Trotzdem weisen die beiden Kurven charakteristische Unterschiede auf, deren Ursache wohl nur in der verschiedenen Lichtanpassung der Objekte liegen kann. Während die Kurve der Schattenzirbe steil ansteigt, den Halbwert der maximalen Assimilation bereits bei 4000 Lux

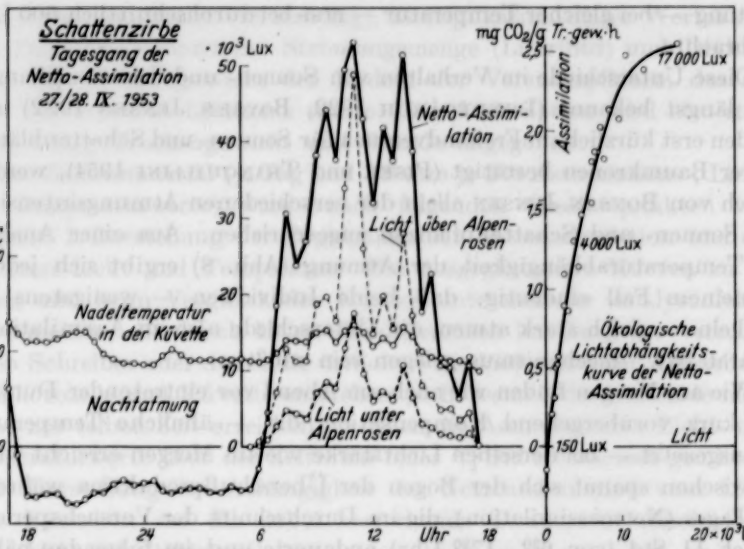


**Abb. 1. Links: Assimilation, Licht und Nadeltemperatur der Schattenzirbe Nr. 22 an einem bewölkten Tag im September. Das der Zirbe zur Verfügung stehende Oberlicht (dick strichlierte Kurve) war durch den Blattschirm eines Alpenrosenstrauches gedämpft und betrug rund 35 % des über diesem gemessenen Lichtes (dünn strichlierte Kurve). Die Kurvenpunkte sind Mittelwerte aller im Zeitraum einer ½ Std registrierten Einzelmessungen. Rechts: Abhängigkeit aller Assimilationsraten dieses Tages vom unmittelbar neben der Zirbe gemessenen Licht. In die Kurve wurden die Lichtintensitäten eingetragen, die zur Kompensation, zur Erreichung der maximalen Assimilation und ihres Halbwertes nötig sind.**

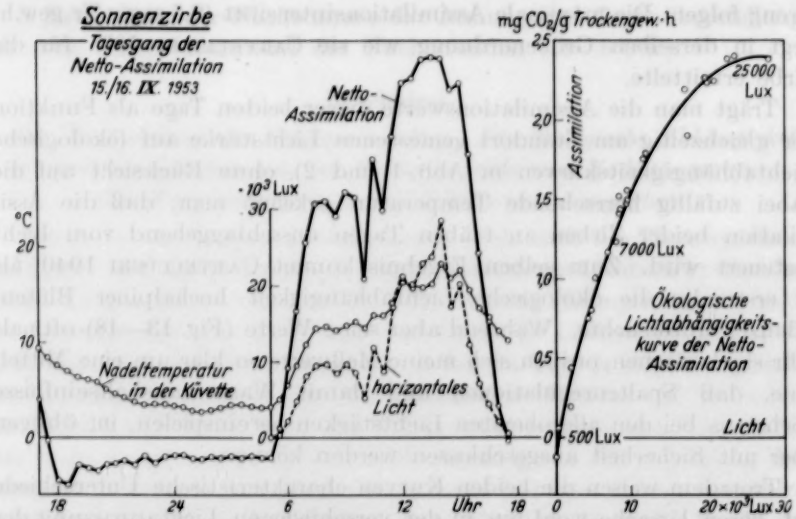


**Abb. 2. Assimilation, Licht und Nadeltemperatur (links) sowie ökologische Abhängigkeit der Assimilation vom Licht (rechts) der Sonnenzirbe Nr. 18 an einem bewölkten Tag im September.**

und das Maximum bei 17000 Lux erreicht, durchläuft die Kurve der Sonnenzirbe dieselben Kardinalpunkte erst bei bedeutend höheren Lichtstärken, nämlich bei 7000—25000 Lux und kommt bei keiner Lichtstufe im geprüften Bereich an die Assimilationsgröße der Schattenzirbe heran (Tabelle 2).

*Tabelle 2.*

| | Schattenzirbe | Sonnenzirbe (an sonnenlosen Trübtagen) | |
|---|---|---|---|
| Kompensationspunkt . . . . . | 150 Lux | 500 Lux | |
| Halbwert der maximalen Assimilation | 4000 „ | 7000 „ | |
| Maximale Assimilation . . . . . | 18000 „ | 25000 „ | |
| Nettoassimilation (mg $CO_2$/g Tr.gew.h) | | | % |
| bei 5000 Lux . . . . . | 1,476 | 0,870 | 58,9 |
| 10000 Lux . . . . . | 2,268 | 1,542 | 68,0 |
| 17500 Lux . . . . . | 2,532 | 2,118 | 83,6 |

Man erkennt, daß die Überlegenheit der Schattenzirbe im Bereich niedrigen Lichtes am größten ist, mit zunehmendem Licht immer mehr abnimmt, aber über den ganzen überhaupt in Frage kommenden Lichtbereich bestehen bleibt.

Die ökologische Lichtabhängigkeitskurve eines Tages wird nicht allein vom Wechselspiel Assimilation — Licht bestimmt, es wirken vielmehr alle, die Assimilation bestimmenden Faktoren in der für diesen Tag charakteristischen und einmaligen Konstellation zusammen. Es muß daher ebensoviele untereinander abweichende Kurven geben, als in quantitativer Hinsicht schwankende Faktorenkombinationen auftreten, also an einem Standort unendlich viele. Je größer der Einfluß des Lichtes gegenüber dem der anderen Faktoren ist, desto ähnlicher werden die Kurven verlaufen (vgl. Polster 1950). Daß diese Annahme zurecht besteht, beweist Abb. 3, in der Lichtabhängigkeitskurven der Schatten- und der Sonnenzirbe mehrerer aufeinanderfolgender Tage zusammengezogen wurden.

Die Kurven zeigen innerhalb jedes Typs wohl einen grundsätzlich ähnlichen Verlauf, der den dominierenden Einfluß des Faktors Licht beweist, weisen jedoch im Detail beträchtliche Abweichungen auf.

Zunächst sei betont, daß diese Abweichungen nicht so groß sind, daß sie die vorher aufgezeigten Unterschiede im Verhalten der Schatten- und der Sonnenzirbe verwischen. Sie bleiben im Gegenteil — trotz aller Schwankung — stets erhalten.

Will man die Tagesvariation der Lichtabhängigkeitskurven analysieren, so steht man vor dem gewaltigen, vielfach unübersichtlichen und meßtechnisch oft gar nicht erfaßbaren Komplex der bisher bekannten Assimilationsfaktoren (Übersicht bei Stålfelt 1935). Es bleibt

daher nichts anderes übrig, als jenen Faktor herauszugreifen, der mutmaßlich nächst dem Licht eine entscheidende Rolle spielt. Als diesen Faktor sehe ich unter den hier gegebenen Verhältnissen die Blatttemperatur an, die bekanntlich einen doppelten Einfluß auf die Größe der Nettoassimilation ausübt: sie beeinflußt einmal die Photosynthese (Brutto) selbst, ein anderesmal wirkt sie über die Atmung auf den Assimilationsüberschuß (Netto[1]).

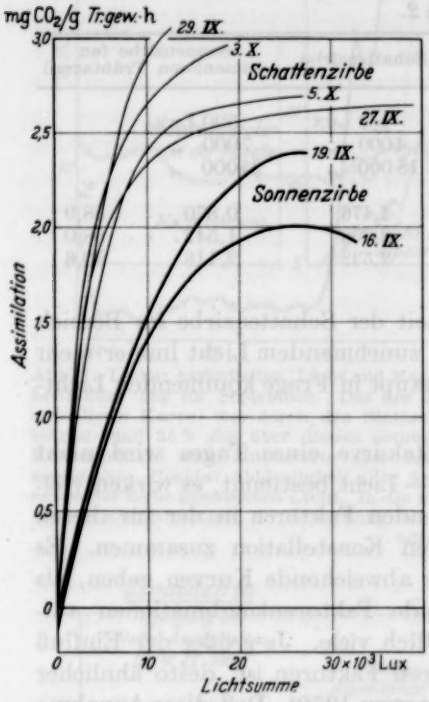


Abb. 3. Abhängigkeit der Nettoassimilation einer Sonnen- und einer Schattenzirbe vom Licht an verschiedenen Tagen im Herbst. Die Kurven stellen Hilfslinien dar; auf die Eintragung der geringfügig streuenden Einzelwerte (vgl. Abb. 1 und 2, rechts) wurde zur besseren Übersicht verzichtet.

Um die ökologische Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur herauszuarbeiten, wurde die, einer bestimmten Lichtintensität (12000 Lux) entsprechende Nettoassimilationsgröße der verschiedenen Versuchstage als Funktion der Nadeltemperatur in Abb. 4 aufgetragen. Dieser Lichtwert tritt an den einzelnen Tagen bei recht unterschiedlichen Temperaturen ein.

Die Punkte streuen um eine Optimumkurve. Der Optimumbereich beider Zirben liegt bei etwa 10° C und scheint bei der Sonnenzirbe etwas höher zu liegen als bei der Schattenzirbe. In beiden Fällen sind aber Temperaturen über 15° C deutlich überoptimal, solche unter 10° C unteroptimal.

Dieses Optimum wurde bei der Durcharbeitung der Assimilationsaufnahmen anderer Zirben immer wieder bestätigt gefunden. Es verschiebt sich bei niedrigerem bzw. höherem Licht als 12000 Lux nur unwesentlich unter bzw. über den gefundenen Wert und könnte als eine Anpassung der Zirbe an das kühle Klima des hochalpinen Standorts bezeichnet werden, wenn es nicht an vergleichbaren Daten so schlimm mangelte. Es liegt etwas niedriger als es MÜLLER 1928 für arktische Pflanzen, die hier noch einigermaßen verglichen werden können, angegeben hat. MÜLLER fand bei Lichtstärken über 3000 Lux (Salix) bzw.

[1] Schon CARTELLIERI 1940 hat, allerdings vergeblich, versucht, unter dem Eindruck der großen Streuung seiner Lichtabhängigkeitskurven, die Temperatur bzw. den $CO_2$-Gehalt in der Küvette zur Erklärung dieser Streuung heranzuziehen.

9000 Lux (Chamaenerium) stets ein Optimum bei oder über 20° C, das sich allerdings bei niedrigstem Licht zu tieferen Temperaturen (0° C) verschob. Das für Winterweizen von ANDERSSON 1944 gefundene Optimum, das bei 10000 Lux bei etwa 17° C liegt, stimmt einigermaßen mit meinem Wert überein.

Die starke Temperaturabhängigkeit der Nettoassimilation und vor allem das unerwartet tief liegende Temperaturoptimum beeinflussen die ökologische Lichtabhängigkeit von Schatten- und Sonnenzirben sehr entscheidend, da jeder Lichtanstieg am natürlichen Standort fast stets mit einem Temperaturanstieg verbunden ist. Während das Licht an Schattenstandorten begrenzt ist und daher auch die Temperatur der Nadeln relativ niedrig bleibt — sie überschritt am untersuchten Standort im Versuchszeitraum 17° C niemals — erreicht die Temperatur an Sonnenstandorten infolge uneingeschränkter Bestrahlung höhere Werte — es wurde hier mehrfach 25° C, im Extrem sogar 30° C gemessen — die auch im Herbst weit über dem Temperaturoptimum der Assimilation liegen.

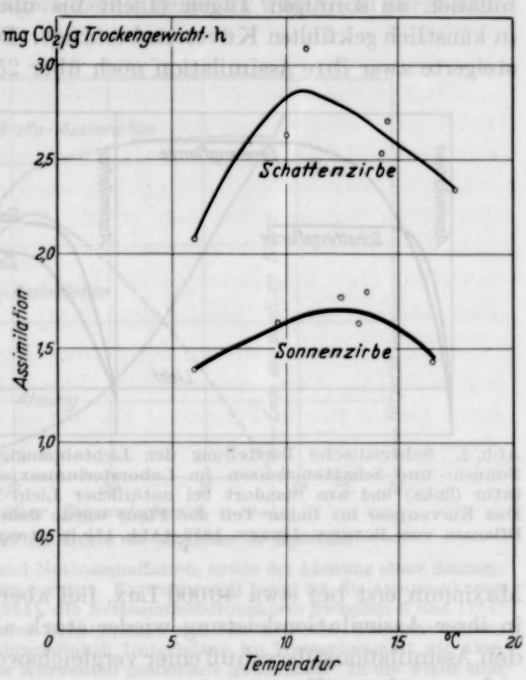


Abb. 4. Abhängigkeit der Nettoassimilation einer Sonnen- und Schattenzirbe bei 12000 Lux von der Nadeltemperatur in der Küvette. Der geprüfte Temperaturbereich ist schmal, da die Temperatur bei dieser Lichtstufe am Standort an verschiedenen Tagen im kurzen Versuchszeitraum nur wenig schwankte.

Es muß daher den physiologischen Lichtabhängigkeitskurven von Sonnen- und Schattenpflanzen (BOYSEN JENSEN 1932), die bei konstanter Temperatur gewonnen wurden, das ökologische Kurvenpaar gegenübergestellt werden (Abb. 5), bei dem Licht und Temperatur standortsgemäß gekoppelt sind. In beiden Darstellungen erkennt man die Überlegenheit der Schattenpflanze bei niedrigem Licht. Während aber im physiologischen Experiment die Assimilation der Sonnenpflanze mit steigendem Licht die der Schattenpflanze überflügelt, bremst der unter natürlichen Standortverhältnissen mit der Lichtzunahme im

höheren Bereich stets gekoppelte Temperaturanstieg die Nettoproduktion der Sonnenpflanze infolge Überschreiten des Temperaturoptimums und führt bei höheren Lichtstärken sogar zu einem Absinken der Assimilationsintensität. So überschneiden sich hier die beiden Kurven nie, die Schattenpflanze assimiliert netto je Gewichtseinheit stets mehr als die Sonnenpflanze[1].

Dieser Befund wurde im Jahre 1954 durch Messungen der Assimilation an sonnigen Tagen (Licht bis über 100000 Lux ansteigend) in künstlich gekühlten Küvetten bestätigt. Die untersuchte Sonnenzirbe steigerte zwar ihre Assimilation noch über 25000 Lux und erreichte das

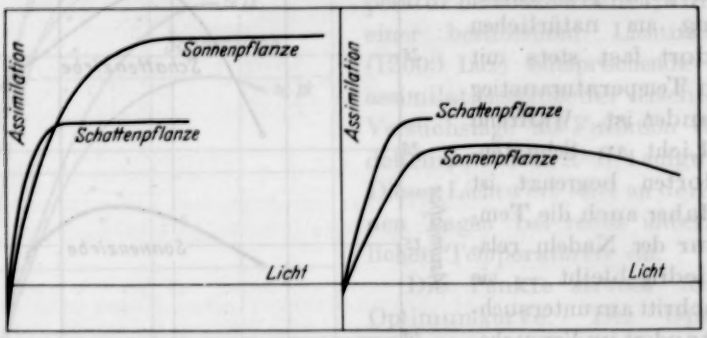


Abb. 5. Schematische Darstellung der Lichtabhängigkeit der Nettoassimilation von Sonnen- und Schattenpflanzen im Laboratoriumsexperiment bei konstanter Temperatur (links) und am Standort bei natürlicher Licht-Temperaturkombination (rechts). Das Kurvenpaar im linken Teil der Figur wurde dem Buch: Die Stoffproduktion der Pflanzen von BOYSEN JENSEN 1932 (Abb. 17) in etwas veränderter Form entnommen.

Maximum erst bei etwa 40000 Lux, fiel aber bei höchsten Lichtwerten in ihrer Assimilationsleistung wieder stark ab, ohne im Gesamtbereich den Assimilationsüberschuß einer vergleichsweise untersuchten Schattenzirbe zu übertreffen.

Die in Abb. 4 dargestellten Kurvenstücke der Nettoassimilation bei 12000 Lux enthalten glücklicherweise den Scheitel, umspannen aber doch einen bloß geringen Temperaturbereich, da die Temperatur bei einer bestimmten Lichtstufe im kurzen Versuchszeitraum naturgemäß nur wenig schwankte. Es ist jedoch möglich, den weiteren Kurvenverlauf zu konstruieren 1. durch Eintragung des Temperaturminimums, mit dessen Überschreitung überhaupt erst Assimilationsüberschuß erzeugt wird (unterer Schnittpunkt mit der Abszisse). 2. Muß auf der anderen

[1] Die Überlegenheit der Assimilation der Schattenzirbe bleibt im ganzen Bereich aufrecht, auch wenn sie je Oberflächeneinheit berechnet wird (vgl. O/G-Werte S. 156). Da die Kronen beider Zirben fast gleich benadelt waren (vgl. Charakteristik der Versuchspflanzen S. 156) kann eine stärkere Eigenbeschattung in der Krone der Sonnenzirbe nicht angenommen und schon gar nicht für das verschiedene Verhalten dem Licht gegenüber verantwortlich gemacht werden (vgl. S. 158).

Seite bei Erreichung einer bestimmten, hohen Temperatur die Atmung so groß werden, daß sie die Bruttoassimilationsproduktion völlig aufzehrt (oberer Schnittpunkt mit der Abszisse). Bei weiterer Temperaturerhöhung kommt es zur Ausscheidung von $CO_2$ am Licht. Aus Assimilationsaufnahmen anderer Zirben lassen sich diese Punkte extrapolieren (Abb. 6).

Der untere Schnittpunkt wurde aus Assimilationsaufnahmen der Zirbe Nr. 15 ermittelt, die längere Zeit untersucht wurde. In der Nacht

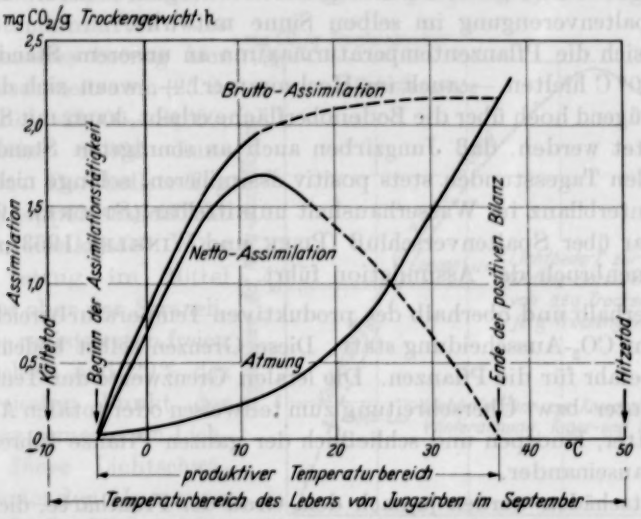


Abb. 6. Abhängigkeit der Brutto- und Nettoassimilation, sowie der Atmung einer Sonnenzirbe im September von der Nadeltemperatur. Experimentell belegt ist die Atmungskurve im Gesamtbereich (TRANQUILLINI 1954), die Nettoassimilationskurve zwischen 6 und 17° C (Abb. 4) sowie ihr unterer und oberer Schnittpunkt mit der Abszisse. Um anzudeuten, daß bei höheren Temperaturen wahrscheinlich Unterbilanz im Wasserhaushalt die Assimilation mitbeeinflußt, wurde dieser Kurventeil gestrichelt gezeichnet. In die Figur sind auch die Grenzwerte der Temperatur eingetragen, deren Unter- bzw. Überschreitung zum Tod der Jungpflanzen führt.

zum 14. 9. traf eine Kaltluftfront ein, die Nadeltemperatur sank auf —7,2° C. Trotz Lichtanstieg am darauffolgenden Morgen kam die Assimilation zunächst nicht in Gang, es wurde lediglich eine ganz schwache Atmung festgestellt. Erst bei —5° C und 5000 Lux erreichte die Assimilation den Kompensationspunkt und blieb dann am Vormittag, entsprechend der niedrigen Temperatur stark unteroptimal. Daß Zirben ihre Assimilation bei —5 bis —6° C einstellen, geht auch aus noch unveröffentlichten Ergebnissen von REHNER hervor, die diese Werte mit dem Verfahren nach ÅLVIK-ZELLER gewann (ZELLER 1951).

Der obere Schnittpunkt kann nicht als reines Temperaturmaximum aufgefaßt werden, weil in diesem Bereich sicher Unterbilanz im Wasserhaushalt mitwirkt. Hier kam mir die Küvettenüberwärmung sehr

gelegen. Es zeigte sich, daß bei 35—41° C keine untersuchte Zirbe mehr positiv assimilierte, vielmehr die C-Bilanz negativ wurde[1].

Zwischen —5° und +35° C, also über eine Spanne von rund 40 Graden kann die Zirbe im Herbst positiv assimilieren und Stoff gewinnen. Da für die Zirbe auch eine lückenlose Abhängigkeitskurve der Atmung im gesamten Temperaturbereich vorliegt (TRANQUILLINI 1954) wurde sie in Abb. 6 zum Vergleich miteingezeichnet. Man erkennt, daß der Stoffgewinn bei hohen Temperaturen schon allein infolge der exponentiell ansteigenden Atmung steil zurückgehen muß, wozu allenfalls Spaltenverengung im selben Sinne mitwirkt.

Da sich die Pflanzentemperaturmaxima an unserem Standort stets unter 30° C hielten — auch im Hochsommer! —, wenn sich die Krone nur genügend hoch über die Bodenoberfläche erhebt, kann mit Sicherheit behauptet werden, daß Jungzirben auch an sonnigsten Standorten in den hellen Tagesstunden stets positiv assimilieren, solange nicht erhebliche Unterbilanz im Wasserhaushalt unmittelbar (STOCKER 1954) oder mittelbar über Spaltenverschluß (PISEK und WINKLER 1953) zu einem Zusammenbruch der Assimilation führt.

Unterhalb und oberhalb des produktiven Temperaturbereichs findet nur mehr $CO_2$-Ausscheidung statt. Diese Grenzen selbst bedeuten noch keine Gefahr für die Pflanzen. Die letalen Grenzwerte der Temperatur, deren Unter- bzw. Überschreitung zum teilweisen oder totalen Absterben der Blätter, Knospen und schließlich der ganzen Pflanze führen, liegen weiter auseinander.

Frostschäden werden je nach dem Grad der Frosthärte, die mit der Jahreszeit schwankt, durch verschiedene Kälte verursacht. Im September werden nach ULMER 1937 und PISEK und SCHIESSL 1939/46 schon —8 bis —13° C den Nadeln der Zirbe gefährlich.

Hitzetod konnte ich einmal in einer stark überwärmten Küvette bei 51° C feststellen (TRANQUILLINI 1954). Temperaturen von 41° C konnten andere Zirben in Küvetten ohne nachfolgende Schädigung aushalten. Die Letalgrenze liegt also hier gegen 50° C[2].

Während solche Hitzegrade an frei exponierten Nadeln selbst knapp über der Bodenoberfläche, die sich in der Sonne am stärksten erhitzt (AULITZKY 1954) und selbst bei Windstille im Hochgebirge niemals auftreten, könnten plötzliche stärkere Frühfröste im Herbst Jungzirben exponierter Standorte sehr wohl schädigen.

[1] Nach POLSTER 1950 stellen Douglasie und Fichte schon bei 30° C ihre Assimilation fast ein, während LUNDEGÅRDH 1924 an Kartoffelblättern negative Bilanz erst bei 40° C feststellte.

[2] Kartoffelblätter beginnen bei einer einstündigen Einwirkung von 42,5° C Schäden aufzuweisen und sterben ganz ab, wenn sie nur kurze Zeit 50° C ausgesetzt sind (LUNDEGÅRDH 1954, s. S. 161).

*2. Die Tagessumme der Nettoassimilation an einem Schattenstandort als Funktion der Lichtsumme. Versuch zur Errechnung des Lichtminimums für Jungzirben.*

In Abb. 7 sind die Tagessummen der Nettoassimilation der Schattenzirbe Nr. 22 verschiedener Versuchstage in Abhängigkeit von der Tagessumme der Stundenmittel des Lichtes[1] aufgetragen.

Das Licht am Schattenstandort war durch Alpenrosenzweige, die sich über die Zirbe ausbreiteten stets gedämpft (Abb. 1). Die Tagessumme der Stundenmittel des Lichtgenusses betrug hier im Versuchszeitraum (25. 9. bis 5. 10.) 43000—84000, im Mittel 63000 Lux-Stunden. Der hellste Tag brachte doppelt soviel Licht wie der dunkelste[2]. Das Licht betrug im Mittel 35% des ober der Strauchschichte registrierten freien Tageslichtes und 29% des am freiesten Punkt der Lichtung gemessenen Lichtes[3]. Diese Lichtschwächung unter den Alpenrosen trat in gleicher Weise an bewölkten und wolkenarmen Tagen auf, ist also in erster Linie durch den Grad der Beschattung der Strauchschichte gegeben (vgl. WALTER 1951, S. 347).

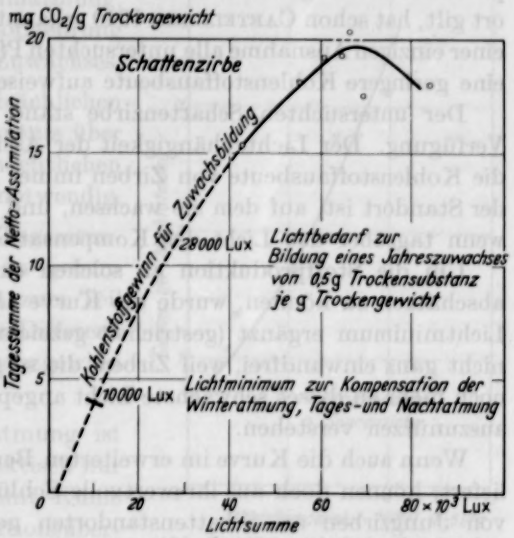


Abb. 7. Tagesüberschuß der Assimilation einer Schattenzirbe (durch Planimetrierung der Tageskurven ermittelt) als Funktion der Tagessumme der Stundenmittel des Lichtes. Experimentell belegt ist der Bereich zwischen 43000 und 84000 Lux (ausgezogener Kurventeil). Den Berechnungen des Lichtminimums und Lichtbedarfs zur Bildung eines gewissen Zuwachses liegt die Annahme zugrunde, daß die Assimilationstätigkeit im September der durchschnittlichen Assimilationsleistung in der schneefreien Jahreszeit entspricht.

Die Kurve zeigt eindrucksvoll, daß selbst Schwankungen innerhalb des für Schattenpflanzen relativ hohen Lichtgenusses von 43000 bis 66000 Lux-Std die Stoffproduktion empfindlich

[1] Der Bildung von Tagessummen wurde — ähnlich wie bei Strahlungsmessungen — gegenüber einer Tagesmittelwertsbildung der Vorzug gegeben.

[2] Bei Betrachtung eines längeren Zeitraumes, etwa des ganzen Septembers, verhielt sich allerdings die Lichtsumme des dunkelsten Tages zu der des hellsten wie 1:5.

[3] Entspricht ungefähr der relativen Helligkeit eines Laubholzbestandes bei junger hellgrüner Belaubung (NÄGELI 1940).

begrenzen, es also häufig an Licht mangelt. Bei einem Rückgang der Lichtsumme von 66000 auf 43000 Lux-Std fällt die Tagesausbeute von 20,3 auf 15,3 mg $CO_2$/g Tr.gew. Abb. 7 zeigt andererseits, daß die höchsten hier gemessenen Lichtsummen (70—84000 Lux-Std) infolge längerer und stärkerer Überschreitung des Temperaturoptimums bereits überoptimal sind (am Tag mit 84000 Lux-Std betrug das Nadeltemperaturmittel der hellen Stunden 14° C), d. h. selbst am Schattenstandort kann es zuviel Licht geben, so daß die damit verbundene Temperatursteigerung der Stoffproduktion abträglich wird. Daß dies für sonniges Wetter am Sonnenstandort gilt, hat schon CARTELLIERI 1940 erkannt, indem er feststellt, daß mit einer einzigen Ausnahme alle untersuchten Pflanzen an den hellsten Tagen eine geringere Kohlenstoffausbeute aufweisen als an mittelhellen Tagen.

Der untersuchten Schattenzirbe stand relativ reichlich Licht zur Verfügung. Der Lichtabhängigkeit der Assimilation entsprechend muß die Kohlenstoffausbeute von Zirben immer geringer werden, je dunkler der Standort ist, auf dem sie wachsen, und letzten Endes Null werden, wenn tagsüber das Licht des Kompensationspunktes herrscht.

Um die Stoffproduktion an solchen extremen Schattenstandorten abschätzen zu können, wurde die Kurve (Abb. 7) nach unten bis zum Lichtminimum ergänzt (gestrichelt gezeichnet). Diese Erweiterung ist nicht ganz einwandfrei, weil Zirben, die so geringen Lichtgenuß haben, noch mehr an dieses schwächste Licht angepaßt sind und es auch besser auszunützen verstehen.

Wenn auch die Kurve im erweiterten Bereich nur Annäherungswerte liefert, können doch aus ihr wertvolle Schlüsse auf die Stoffproduktion von Jungzirben an Schattenstandorten gezogen werden (Tabelle 3).

*Tabelle 3.*

| Tagessumme der Nettoassimilation | Tagessumme des Lichtes | Prozent des mittleren vollen Tageslichtes im September (400000 Lux-Std) |
|---|---|---|
| Maximale Tagesausbeute . . . . . (20,288 mg $CO_2$/g Tr.gew.) | 66000 Lux-Std | 16,5 |
| 3/4 der max. Tagesausbeute . . . . . | 41000 „ | 10,2 |
| 1/2 „ „ „ . . . . . | 30000 „ | 7,5 |
| 1/4 „ „ „ . . . . . | 18000 „ | 4,5 |
| Lichtminimum zur Kompensation: | | |
| der Tages- + Nacht- + Winteratmung . . | 10000 „ | 2,5 |
| der Tages- + Nachtatmung . . . . . | 6000 „ | 1,5 |
| der Tagesatmung . . . . . | 1700 „ | 0,4 |

Maximaler Stoffgewinn wurde bei 66000 Lux-Std gefunden, das sind 16,5% des mittleren vollen Tageslichtes für September. Höheres Licht bedeutete bei meinen Objekten Überschreitung des Temperaturoptimums

und daher Abnahme der Assimilationsleistung. Lichtsummen unter 66000 Lux-Std begrenzen jedoch direkt die Stoffproduktion.

Im folgenden soll nun versucht werden, den minimalen Lichtgenuß zu errechnen, bei dem Jungzirben an extremen Schattenstandorten gerade noch dauernd vegetieren könnten. An einem Standort, dessen mittlere Lichtsumme gerade die Kompensation der Tagesatmung ermöglicht, kann keine Pflanze mehr gedeihen, weil Stoffüberschuß gebildet werden muß zur Abdeckung der nächtlichen Atmungsverluste, Verluste durch Wurzel- und Stammatmung, Reserve für die winterliche Stoffzehrung und zur Bildung jeglichen Zuwachses.

Zur Berechnung des tatsächlichen Lichtminimums[1] ist die Kenntnis über die Größenordnung der nächtlichen und winterlichen Atmung notwendig.

Der während der hellen Tagesstunden erarbeitete Überschuß an gebundenem C wird in der Nacht zum Teil wieder veratmet. Erst die Differenz ergibt den bleibenden Substanzgewinn während 24 Std.

Der Betrag der Nachtatmung ist wie jede Atmungssumme praktisch nur durch die Temperatur bestimmt. Kühle Nächte schonen den Produktionsüberschuß, warme Nächte zehren beträchtlich. Trägt man die Nachtatmungssummen der Zirben verschiedener Septembermeßtage in Abhängigkeit vom Nachttemperaturmittel (18—6 Uhr) der Nadeln auf, so erhält man die in Abb. 8 dargestellte Kurve. Ein Unterschied in der Atmungsintensität der Schatten- und der Sonnenzirbe konnte — wie schon erwähnt — nicht festgestellt werden, die Meßpunkte beider Zirben ordnen sich zur gemeinsamen Kurve ein. Aus ihr kann der nächtliche Atmungsverlust bei Kenntnis der mittleren Nachttemperatur direkt abgelesen werden. Entsprechend der verschiedenen Temperatur der Nächte betrug die Nachtatmungssumme der beiden Zirben zwischen 0,96 und 3,65, im Mittel 2,06 mg $CO_2$/g Tr.gew., das sind 5—23,8, im Mittel 12,3% der Tagesnettoassimilationssumme. Eine Zahl die beweist,

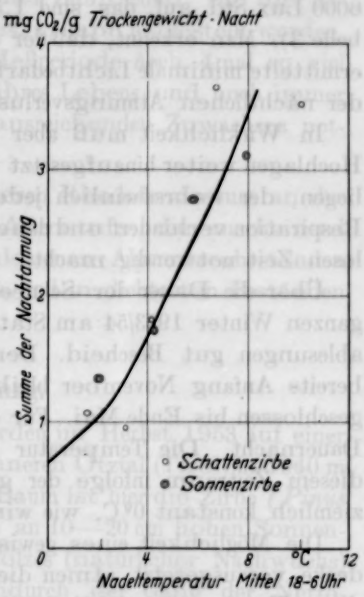


Abb. 8. Abhängigkeit der Summe der Atmung verschiedener Nächte im September (durch Planimetrierung der Nachtatmungskurven ermittelt) einer Sonnen- und einer Schattenzirbe von der mittleren Nadeltemperatur der Nachtstunden (18—6 Uhr).

[1] Das berechnete Lichtminimum muß durch Lichtregistrierung an natürlichen Standorten gerade noch dahinkümmernder Zirben erst bestätigt werden.

daß dieser Posten in der Stoffproduktionsgleichung durchaus nicht vernachlässigt werden darf, daß jedoch niemals die 24-Stundenbilanz der beiden untersuchten Zirben durch die Nachtatmung gefährdet werden konnte. Eine solche Gefährdung tritt erst auf, wenn an extremen Schattenstandorten durch sehr geringen Lichtgenuß die Tagesproduktion der Assimilation in die Größenordnung der Nachtatmungssumme gerät; das tritt bei vorsichtiger Schätzung erst bei einer Lichtsumme von 6000 Lux-Std auf, das sind 1,5% des freien Tageslichtes (Abb. 7, Tabelle 3). Man erkennt, daß der aus der Kompensation der Tagesatmung ermittelte minimale Lichtbedarf (1700 Lux-Std) durch Berücksichtigung der nächtlichen Atmungsverluste bedeutend erhöht wird.

In Wirklichkeit muß aber das Lichtminimum für Jungzirben in Hochlagen weiter hinaufgesetzt werden, weil sie dort lange unter Schnee liegen, der wahrscheinlich jede Assimilation, nicht so sehr aber die Respiration verhindert und daher eine Stoffrücklage während der schneelosen Zeit notwendig macht.

Über die Dauer der Schneebedeckung wissen wir durch, über den ganzen Winter 1953/54 am Stationsgelände durchgeführte Schneepegelablesungen gut Bescheid. Der Standort der Schattenzirbe schneite bereits Anfang November bleibend ein. Die Schneedecke erhielt sich geschlossen bis Ende Mai. Für die Zirbe herrschte also durch 7 Monate Dauernacht. Die Temperatur der eingeschneiten Pflanzen betrug in diesem Zeitraum infolge der guten Wärmeisolation der Schneedecke ziemlich konstant 0° C, wie wir dank dieser Messungen wissen.

Die Möglichkeit eines gewissen Gasaustausches durch die Schneedecke vorausgesetzt, atmen die eingeschneiten Pflanzen entsprechend dieser Temperatur ständig und erleiden daher einen anhaltenden Stoffverlust. Die Größe dieser winterlichen „Auszehrung" kann unter der Voraussetzung, daß die eben gemachten Annahmen richtig sind, aus der Kenntnis der Atmungsgröße bei 0° C für die Zeit der Schneebedeckung mit etwa 300 mg $CO_2$/g angeschätzt werden. Die Jahresbilanz einer Zirbe kann daher nur positiv sein, wenn sie nebst der Tages- und Nachtatmung in der Vegetationsperiode auch die Winteratmung kompensiert, wozu allein sie im Durchschnitt täglich 2 mg $CO_2$/g assimilieren muß. Damit rückt der minimale mittlere Lichtbedarf einer Zirbe, die auf extremem Schattenstandort überwintert, auf etwa 10000 Lux-Std hinauf, das sind 2,5% des vollen Tageslichtes.

Bei diesem durchschnittlichen Lichtwert bliebe die Pflanze wohl in Bilanz, wäre allerdings nicht mehr in der Lage Stoffzuwachs zu erzielen, also zu wachsen. Jede Lichtsteigerung über diese Hungergrenze kann in Form von Stoffzuwachs verwertet werden. Nimmt man den jährlichen Trockensubstanzzuwachs (Nadeln, Stamm und Wurzeln) einer dieser Höhenlage entsprechend normal wüchsigen Jungzirbe mit 500 mg/g an,

so müssen zu seiner Bildung, unter der Annahme, daß die Trockensubstanz rund 50% Kohlenstoff enthält (CARTELLIERI 1940), etwa 1000 mg $CO_2$ in der schneelosen Zeit assimiliert werden, also je Tag durchschnittlich 7 mg. Diese Leistung erfordert nach Abb. 7 eine Lichttagessumme von 28000 Lux-Std.

Vergleichen wir den Lichtgenuß der untersuchten Schattenzirbe mit dem eben gefundenen Lichtminimum und Lichtbedarf für die Erzielung eines durchschnittlichen Zuwachses, so kann festgestellt werden, daß sie auch am dunkelsten Tag der Meßperiode noch 4mal so viel Stoff gewann, als zur Aufrechterhaltung ihres Lebens, und noch immer deutlich mehr, als zur Erzielung eines ausreichenden Zuwachses notwendig gewesen wäre.

Tatsächlich findet man auch im lockeren Rhododendretum an der Waldgrenze zahlreiche Jungzirben aller Altersstufen, die anscheinend bestens gedeihen, während sich in geschlossenen Alpenrosenbeständen nur mehr kümmerliche Zirben entwickeln und in dichtesten Beständen schließlich völlig ausbleiben.

## Zusammenfassung.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Herbst 1953 auf einer Waldlichtung nahe der Baumgrenze im inneren Ötztal (Tirol) in 1940 m Seehöhe durchgeführt. Der herrschende Baum ist hier die Zirbe *(Pinus cembra L.)*. Mit Hilfe des URAS wurde an 10—20 cm hohen Sonnen- und Schattenjungpflanzen dieses Nadelholzes (natürlicher Nachwuchs) am Standort jeweils mehrere Tage hindurch der Gang der Nettoassimilation registriert. Sechsfarbenschreiber verzeichneten gleichzeitig die Lichtintensität (Selenzellen) und die Nadeltemperatur (Pt-Widerstandsthermometer). So konnte die auf dem Verhalten in der natürlichen Umwelt beruhende (ökologische) Abhängigkeit der Assimilation von diesen beiden Faktoren untersucht werden. Es ergab sich:

1. Die zur Kompensation der Atmung nötige Lichtstärke ist von der Temperatur und von der Anpassung der Pflanzen an ihr Standortslicht abhängig. Sie beträgt bei mittleren Temperaturverhältnissen im September für Schattenzirben 150, für Sonnenzirben 500 Lux.

2. Die Nettoassimilation der Schattenzirbe (Lichtgenuß 29% des freien Tageslichtes) war unter den gegebenen Verhältnissen stets, die der Sonnenzirbe an bewölkten Tagen ausschlaggebend vom Licht gesteuert (Abb. 1 und 2). Die Schattenzirbe nützt jedoch das Licht im ganzen in Frage kommenden Bereich bis 40000 Lux besser aus als die Sonnenzirbe, vor allem das schwächste Licht. Sie assimiliert bei 5000 Lux fast doppelt so viel wie die Sonnenzirbe.

3. Die Lichtabhängigkeitskurven verschiedener Tage weichen in ihrem Verlauf beträchtlich voneinander ab (Abb. 3), weil neben dem Licht auch die Temperatur einen entscheidenden Einfluß auf die Assimilationsgröße ausübt: das Temperaturoptimum der Nettoassimilation von Sonnen- und Schattenzirben liegt zwischen 10 und 15° C und scheint sich bei verschiedenem Licht nicht wesentlich zu verschieben. Temperaturen unter und über diesem Optimum begrenzen die Assimilation (Abb. 4).

4. Die Nadeltemperaturen am Schattenstandort bleiben infolge der dort mäßigen Einstrahlung viel niedriger ($\leq 17°$) als am Sonnenstandort, wo sie selbst im Herbst das Optimum oft überschreiten (bis 30° C). Daher erzielen Zirben sonniger Standorte unter natürlichen Verhältnissen nicht nur im schwachen Licht trüber Tage geringeren Reingewinn (Netto) als Schattenpflanzen, sondern erreichen auch bei starker direkter Einstrahlung (Klarwetter), also im Gesamtbereich des freien Tageslichtes niemals die maximale C-Bindung von Schattenzirben. Unter natürlichen Verhältnissen führt hohe Lichtintensität (über 40000 Lux) — im Gegensatz zum Laboratoriumsexperiment, das die Temperatur meist konstant hält — stets dazu, daß die Nadeln sich über das Optimum erwärmen, und begrenzt auf diesem Wege die Assimilation (Abb. 5).

5. Die Nettoassimilation beginnt bei —5° C, steigt zum Optimum (10—15° C) steil an, fällt mit zunehmender Temperatur wieder ab und geht bei etwa 35° C in $CO_2$-Ausscheidung über (Abb. 6). Zwischen —5 und +35° C können also Jungzirben im Herbst Stoffgewinn erzielen. Der produktive Temperaturbereich der Assimilation umfaßt somit eine Spanne von etwa 40 Graden.

6. Die Temperaturgrenzen des Lebens von Jungzirben liegen etwa 20° weiter auseinander, nämlich bei ungefähr —10° und +50° C. Während Hitzeschäden an Nadeln nicht zu befürchten sind, könnten Frühfröste Schaden verursachen.

7. Dem dominierenden Einfluß des Lichtes auf die Assimilation entsprechend wird die Tagesproduktion von Jungzirben an Schattenstandorten entscheidend vom Licht bestimmt. Der untersuchten Schattenzirbe standen Lichtsummen (Tagessummen der Stundenmittel des Lichtes) von 43000—84000 Lux-Std zur Verfügung. Dunkle Tage begrenzten die Produktion durch Lichtmangel, hellere selbst hier durch supraoptimale Temperatur. Der Lichtgenuß am Schattenstandort reicht aus, um überdurchschnittlichen Jahreszuwachs zu erzielen (Abb. 7).

8. Das Lichtminimum, bei dem die Zirbe gerade noch vegetieren, d. h. die Substanzverluste, die sie durch die Tages-, Nacht- und Winteratmung erleidet, decken könnte, liegt bei einer durchschnittlichen Lichttagessumme von 10000 Lux-Std in der schneefreien Vegetationsperiode, das sind 2,5% des freien Tageslichtes im September. Jeder Lichtgenuß

über dieser Hungergrenze bedeutet Substanzgewinn (Zuwachs). Zur Bildung eines jährlichen Zuwachses von 0,5 g Trockensubstanz je Gramm Trockengewicht wird eine durchschnittliche Lichtsumme von 28000 Lux benötigt.

Die Untersuchungen wurden im Auftrag der forsttechnischen Abteilung für Wildbach- und Lawinenverbauung, Sektion Innsbruck, Lawinenforschungsstelle, durchgeführt. Ihrem Leiter, Herrn Oberforstrat Dr. Ing. R. Hampel bin ich für seine mir jederzeit gewährte Unterstützung, meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Pisek für wertvolle Anregungen zu Dank verpflichtet. Für ihre Mithilfe bei der Auswertung der vielen Registrierstreifen habe ich Frau Dr. I. Wopfner zu danken.

## Literatur.

Andersson, G.: Gas change and frost hardening studies in winter cereals. Lund 1944. — Aulitzky, H.: Über mikroklimatische Untersuchungen an der oberen Waldgrenze zum Zwecke der Lawinenvorbeugung. Wetter u. Leben **6**, 93 (1954). — Über die lokalen Windverhältnisse einer zentralalpinen Hangstation. Arch. Meteorol. **1955**. — Bosian, G.: Über die Vollautomatisierung der $CO_2$-Assimilationsbestimmung. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 35 (1953). — Boysen Jensen, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena 1932. — Cartellieri, E.: Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide und von Pinus cembra. Jb. wiss. Bot. **82**, 460 (1935). — Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. I, **149**, 95 (1940). — Egle, K., u. W. Schenk: Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 75 (1952). — Ellenberg, H.: Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 330 (1952). — Gams, H.: Der Einfluß der Eiszeiten auf die Lebewelt der Alpen. Jb. Verein Schutz Alpenpflanz. u. Tiere **8**, 7 (1936). — Hampel, R.: Forschungsarbeiten und Versuche auf dem Gebiete der Wildbach- und Lawinenverbauung. Allg. Forstztg Wien **65**, 288 (1954). Harder, R.: Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen. I. Planta (Berl.) **11**, 263 (1930). — Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen. II. Das Verhalten von Sonnen- und Schattenpflanzen. Planta (Berl.) **20**, 699 (1933). — Huber, B., u. J. Pommer: Zur Frage eines jahreszeitlichen Ganges im $CO_2$-Gehalt der Atmosphäre. Angew. Bot. **28**, 53 (1954). — Lundegårdh, H.: Zur Physiologie und Ökologie der Kohlensäureassimilation. Biol. Zbl. **42**, 337 (1922). — Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Biochem. Z. **154**, 195 (1924). — Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1954. — Müller, D.: Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta (Berl.) **6**, 22 (1928). — Nägeli, W.: Lichtmessungen im Freiland und in geschlossenen Altholzbeständen. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Vers.wesen **21**, 250 (1940). — Nuernbergk, E.: Das Wirkungsspektrum des Photoperiodismus und photoformativen Effektes. Zur Technik der Strahlungsmessungen. (Referat.) Z. Bot. **42**, 247 (1954). — Pisek, A., u. R. Schiessl: Die Temperaturbeeinflußbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck **47**, 33 (1939/46). — Pisek, A., u. W. Tranquillini: Assimilation und Kohlenstoffhaushalt in der Krone von Fichten- *(Picea excelsa* Link) und Rotbuchenbäumen *(Fagus silvatica* L.). Flora (Jena) **141**, 237 (1954). — Pisek, A., u. E. Winkler: Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit

vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Planta (Berl.) **42**, 253 (1953). — Polster, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München 1950. — Precht, H.: Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. Z. Naturforsch. **4b**, 26 (1949). — Rehner, G.: Noch unveröffentlichte Dissertation. Bot. Inst. Innsbruck. — Rikli, M.: Die Arve in der Schweiz. Neue Denkschr. schweiz. Naturforsch. Ges. **44** (1909). — Roussel, L.: Comment les plantes perçoivent la lumière. Rev. forest. franç. **12**, 843 (1953). — Rubner, K.: Die pflanzengeographisch-ökologischen Grundlagen des Waldbaues. Neudamm: Neumann 1934. — Sauberer, F.: Bioklimatische Strahlungsuntersuchungen. Jb. Hochsch. Bodenkultur Wien **1**, 67 (1947). — Stålfelt, M. G.: Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. Planta (Berl.) **23**, 715 (1935). — Stocker, O.: Der Wasser- und Assimilationshaushalt südalgerischer Wüstenpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 288 (1954). — Tranquillini, W.: Der Ultrarot-Absorptionsschreiber im Dienste ökologischer Messungen des pflanzlichen $CO_2$-Umsatzes. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 102 (1952). — Über den Einfluß von Übertemperaturen der Blätter bei Dauereinschluß in Küvetten auf die ökologische $CO_2$-Assimilationsmessung. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 191 (1954). — Ulmer, W.: Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe. Jb. wiss. Bot. **84**, 533 (1937). — Walter, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Standortslehre. Stuttgart: 1951. — Wassink, E. C., u. C. Scheer: A spherical radiation meter. Meded. Landbouwhoogeschool Wageningen **51**, 175 (1951). — Zeller, O.: Über die Assimilation und Atmung der Pflanze im Winter bei tiefen Temperaturen. Planta (Berl.) **39**, 500 (1951).

Dr. Walter Tranquillini, Wildbach- und Lawinenverbauung, Innsbruck (Österr.), Wilhelm-Greil-Str. 9.

Planta, Bd. 46, S. 179—222 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock.

# STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNG DES WURZELVEGETATIONSPUNKTES DER DIKOTYLEDONEN. II.

Von

HERMANN v. GUTTENBERG, JÜRGEN BURMEISTER
und HANS-JOACHIM BROSELL.

Mit 56 Textabbildungen.

*(Eingegangen am 31. Mai 1955.)*

## I. Einleitung.

Bei der Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte der Primärwurzel im Handbuch der Pflanzenanatomie mußte festgestellt werden (GUTTENBERG, 1940), daß die damals vorliegenden Untersuchungen unzureichend und widerspruchsvoll waren (vgl. die dort zitierte ältere und neuere Literatur). Dies bot den Anlaß zu Nachuntersuchungen, von denen die von NEUMANN (1939) und einige eigene Beobachtungen noch in das genannte Werk aufgenommen werden konnten. Es folgten später zwei weitere Arbeiten unseres Institutes (GUTTENBERG und Mitarbeiter, 1948, SCHADE und GUTTENBERG, 1952), in denen wir uns bemühten, die Vorgänge weiter zu klären. Ein Teil unserer Ergebnisse blieb nicht unwidersprochen (CLOWES, 1949, 1953, sowie STEFFEN, 1952), und dies veranlaßte uns, einen neuen Weg einzuschlagen. Bei der Untersuchung von *Brassica Napus* (1948) war uns aufgefallen, daß selbst bei längeren Keimwurzeln „an der Spitze noch völlig unverändert die embryonalen Verhältnisse" vorliegen. „Die Verlängerung der Wurzel erfolgt ausschließlich durch Teilung und Streckung *hinter* dem Vegetationspunkt, der selbst noch keine neuen Zellen liefert." Wir konnten daraus schließen, daß frühere Abbildungen, so die bekannte Wandtafel von KNY, offenbar noch dieses embryonale Stadium darstellten, nicht aber die Verhältnisse, wie sie bald darauf eintreten, wenn der Vegetationspunkt selbst die weitere Ergänzung der Wurzel übernimmt. Es konnte angenommen werden, daß dies für andere Objekte auch zutreffe, und die Verwirrung in der Literatur darauf zurückzuführen sei, daß den einzelnen Autoren wachsende Wurzeln von verschiedenem Alter vorlagen.

Das Wachstum der Wurzel während der Embryonalentwicklung und nach erfolgter Keimung ist, worauf wir schon früher (1940) hinwiesen, ein völlig verschiedenes. Im Samen vollzieht sich, schon räumlich bedingt, fast ausschließlich ein primäres Dickenwachstum. An diesem beteiligen sich so gut wie alle Elemente der embryonalen Wurzelanlage. Die wachsende Wurzel dagegen zeigt typisches Längenwachstum, und

jetzt wird das ganze Zellmaterial vom Vegetationspunkt aus geliefert. Unsere Vermutung, daß dieser Vorgang wie bei *Brassica* so auch bei anderen Objekten erst einige Tage nach dem Hervortreten der Keimwurzel beginnt, fanden wir zunächst bei *Allium giganteum* bestätigt (Guttenberg, Heydel und Pankow, 1954), und die vorliegende Untersuchung wird zeigen, daß sie auch für weitere Pflanzen zutrifft.

Bei unserer ausführlichen Untersuchung der jungen wachsenden Primärwurzel von *Helianthus annuus* (1948) fanden wir im Bildungszentrum eine auffällige Zelle, die sich bald achsenparallel, bald senkrecht dazu teilt. Es ergab sich, daß sie und ihre unmittelbaren Deszendenten sowohl das Dermatogen, als auch Kolumella und Seitenteile der Haube sowie schließlich auch das Periblem ergänzen. Wir nannten sie die „*Zentralzelle*" (schon 1940) und zeigten in einem Schema, daß, theoretisch betrachtet, der ganze Wurzelkörper aus ihr entstehen könne. In diesem Falle wäre sie einer Scheitelzelle gleichzustellen. Wir fanden diese Zelle nicht nur bei *Helianthus*, sondern bei allen studierten Dikotyledonen und konnten sie hier auch schon im verhältnismäßig jungen Embryo nachweisen. Das Plerom verhält sich ihr gegenüber meist selbständig; nur in jenen Fällen, wo ältere Autoren von einem Transversalmeristem sprachen, so bei Leguminosen und Cucurbitaceen, wiesen auch unsere Schnittbilder auf einen offenen Übergang aller Histogene im Bildungszentrum hin. Schon früher (Guttenberg, 1940) sprachen wir von einer „zentralen Säule", die hier „unten die Kolumella, oben das Periblem bildet und im Plerom gipfelt", und der Satz, daß „das Periblem seine eigenen Initialen mehr oder weniger aufgibt, und daß an deren Stelle die oberste Schicht der Kolumella tritt" wird in dieser Untersuchung eine überraschende Bestätigung finden.

Clowes (1950) fand bei seinem Objekt, einer wachsenden Primärwurzel von *Fagus silvatica*, Verhältnisse, die er mit dem Auftreten einer Zentralzelle, wie wir sie beschrieben hatten, für unvereinbar hält. Eine zentrale Gewebemasse, die im wesentlichen der Kolumella entspricht, ist von teilungsaktiven Zellen becherförmig umschlossen. Zu beiden Seiten der Kolumella bilden sie die Seitenteile der Wurzelhaube und das Dermatogen, darüber das Periblem. Der „Boden" des umgekehrten Bechers ist doppelt: die untere Lage ergänzt die Kolumella, die obere das Plerom. Dieser „cup" ist uns nichts Neues, wir haben ihn mehrfach beobachtet und beschrieben. Schon Neumann sagt für *Mimosa:* „Das spätere Wachstum geht hier offenbar hauptsächlich aus Teilungen des größeren Zellkranzes hervor, der die zentrale Reihe (die Kolumella) umschließt.„ Später sprachen wir, weil es dem Bilde besser entspricht, von einem „hufeisenförmigen Bogen"; so geben wir 1948 als „Grundschema" der dikotylen Wurzel an: „Um eine zentrale Zelle lagern sich hufeisenförmig die Initialen der Histogene; der Bogen findet akroskop

seine Fortsetzung in seitlichen Kolumellareihen." Somit beschränkt sich die Differenz zwischen CLOWES und uns auf folgendes: *er* hält den Bogen (Becher) der Histogene für *selbständig* und bezeichnet ihn als ein „Promeristem". Dieses bestehe aus vier oder fünf Gruppen von Initialen und diese Gruppen seien Histogene, die dem Plerom, der Kolumella, den Seitenteilen der Haube und dem Periblem ihren Ursprung gäben; die Epidermis sei ein Teil des peripheren Haubenkomplexes. Ein Austausch (transfer) von Initialen könne nur zwischen dem äußeren Periblem und der Kolumella erfolgen, nicht aber zwischen jenem und den Seitenteilen der Haube. *Wir* vertraten die Ansicht, daß der Histogenbogen *nicht selbständig* ist, sondern vom Bildungszentrum aus erneuert werde, insbesonders bei Wurzeln mit schmaler Initialzone und bevorzugt longitudinaler Entwicklung. Bei zarten Seitenwurzeln findet auch CLOWES nur einen einschichtigen Ring von Periblеminitialen um den Kolumellakopf; das beigegebene Photo ist indessen zu unklar, um Einzelheiten zu erkennen. CLOWES selbst gibt zu, daß sich die Kolumella nach der Keimung verbreitert, und zwar durch eine „Vermehrung" (multiplication) der Initialen an seiner Peripherie. Diese Ausdrucksweise ist wenig glücklich, in Wirklichkeit werden dabei die alten Initialen seitlich abgeschoben und durch neue ersetzt. Dazu kommt noch etwas, was CLOWES nicht erwähnt. Es findet auch eine Verschiebung der die Kolumella einfassenden Initialen von oben nach unten statt: an der Periblemgrenze entstehen durch Querteilung neue Initialen, die die früheren allmählich zur Wurzelspitze abdrängen. Den Teil des Bechers, der das Periblem abschließt, hält CLOWES für beständig. Das würde aber heißen, daß seine Zellen nach Art von Scheitezellen bei der Teilung immer einen Partner abgeben, der zum Periblem abgeschoben wird, während der andere sich als Initialzelle regeneriert. Schon der Anblick seiner eigenen Abbildungen (besonders Textfigur 7) macht das sehr unwahrscheinlich, und gerade darüber wird die folgende Untersuchung Näheres berichten. Als konstant blieben also schließlich nur die mittelsten Zellen des Becherbogens, von denen die obere Lage das Plerom, die untere die zentralen Kolumellareihen liefert. Bei dünnen Seitenwurzeln schrumpft diese Partie auf zwei übereinanderliegende Zellen ein, die in der Wurzelachse liegen. Teilt sich die untere dieser Zellen quer, so kann sie lediglich die zentrale Kolumellareihe verlängern; teilt sie sich aber auch achsenparallel, so wird sie zu einer Zentralzelle, die den Ausgangspunkt der Bildung von Periblem, Dermatogen und der gesamten Haube, in einzelnen Fällen sogar des Pleroms bildet, oder zumindest bilden kann.

Diese Ausführungen waren notwendig, um die Problemstellung zu charakterisieren und Mißverständnisse über das, was wir die Zentralzelle nennen, zu klären. Den Einwand von STEFFEN (1952) haben wir schon kürzlich (GUTTENBERG, HEYDEL und PANKOW, 1954) zurückgewiesen.

Steffen meinte, daß bei Embryonen, deren Entwicklung zunächst bilateral-symmetrisch verläuft, eine solche mittelste Zelle gar nicht vorkommen könne. Dabei wurde übersehen, daß eine solche ideale Symmetrie nicht eingehalten wird, vielmehr immer wieder durch unregelmäßige Teilungen Asymmetrien entstehen, darunter auch solche, die eine mittelste Zelle oder Zellreihe schaffen. Dafür werden wir später weitere Belege finden.

Um völlige Klarheit zu gewinnen, studierten wir bei unseren Objekten *(Helianthus annuus* und *Anoda triangularis)* die Embryologie von allem Anfang an. Das hat den Vorzug der Erweiterung unserer embryologischen Kenntnisse überhaupt und war geeignet, eine Lücke zu schließen, die bei fast allen embryologischen Untersuchungen zu finden ist (vgl. Johansen, 1950). Diese interessieren sich (besonders die zahlreichen von Souèges) fast nur für die erste Entwicklung, die Anlage und den Wert der Etagen usw. Ziemlich unvermittelt folgen dann Bilder des fertigen Embryos; die letzten Zwischenstadien fehlen wohl deshalb, weil sie präparativ schwerer zu erfassen sind. Daraus ergaben sich erhebliche Mißverständnisse und falsche Deutungen.

Schließlich muß noch auf eines hingewiesen werden. Entwicklungsgeschichtlich gibt es drei Typen von Wurzeln: 1. Die Primärwurzel, die aus den Basalteilen des Embryos stammt, wobei die Beteiligung der Hypophyse eine wichtige Rolle spielt. 2. Die Seitenwurzeln, die aus dem Wurzelperikambium ihren Ursprung nehmen, und 3. die Bei- oder Nebenwurzeln, die sich meist vom Sproßperikambium ableiten. Zwischen den beiden letzteren besteht insofern ein Unterschied, als im Sproß das Perikambium keine so deutlich abgegrenzte Zellenlage bildet, wie in den Wurzeln; das Gemeinsame gegenüber der Keimwurzel ist, daß die Entwicklungsschritte zunächst völlig anders verlaufen als im Embryo. Die gemeinsame Schlußkonfiguration der Wurzelspitze ergibt sich also aus sehr differenten Anfängen. Darum erweiterten wir bei *Allium giganteum* unsere Untersuchung auf die Genese der drei Wurzeltypen; solche vergleichenden Studien sind auch für Dikotyledonen geplant.

Ältere Embryonen lieferten auch Bilder für die Histogenese des Epikotyls; sie wurden mit aufgenommen, da auch hierüber nur wenige genaue Angaben vorliegen.

## II. Material und Methodik.

Das Material entstammte dem Rostocker Botanischen Garten. Fruchtknoten jeglichen Alters wurden geöffnet und die herausgenommenen Samenanlagen oder ausgelösten Embryonen nach Bouin-Allan fixiert. Für die Untersuchung der wachsenden Wurzel wurden Samen im Thermostaten auf feuchtem Filterpapier in Petrischalen zur Keimung gebracht. Für *Helianthus* erwies sich eine Temperatur von 20°, für

*Anoda* von 37—40° als geeignet. Bei diesen Temperaturen erreichten die Keimwurzeln rasch, nämlich in etwa 4—5 Tagen die erforderlichen Schlußlängen von 5 cm *(Helianthus)* oder 8 cm *(Anoda)*. Zur Untersuchung wurden die Embryonen oder abgeschnittenen Wurzelspitzen in üblicher Weise über Alkoholstufen und Xylol in Paraffin eingebettet und in einer Stärke von 5 oder 7 $\mu$ geschnitten. Das Material war mit Eosin vorgefärbt worden, die Schnitte selbst wurden meist mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN behandelt und mit Lichtgrün gegengefärbt, um die Membranen deutlich erscheinen zu lassen. Tannin-Eisenfärbung bewährte sich nur bei *Helianthus*, und zwar bei einer von der üblichen etwas abweichenden Behandlung. Die Schnitte mußten mindestens 2 Std. in gesättigter Tanninlösung liegen, wurden dann mit Aqua dest. abgespült und verweilten schließlich etwa 5 min in Eisenchloridlösung (3 Tropfen $FeCl_3$, 10%, in 60 $cm^3$ Aqua dest.). Bei dieser Färbung erwies sich vorherige Behandlung mit Eau de Javelle als sehr günstig, besonders bei älteren mit Resevestoffen erfüllten Embryonen. Die sorgfältig ermittelten Medianschnitte wurden mit Hilfe eines Zeißschen Projektionsapparates gezeichnet (Vergr. meist 800mal), zum Teil auch photographiert und schließlich die Bilder durch Nachmikroskopieren berichtigt.

## III. Ergebnisse.

### 1. Helianthus annuus L.

*a) Die Entwicklung des Embryos und die Histogenese der Wurzel.*

Über die Embryologie der Kompositen liegt eine ausführliche Arbeit von CARANO (1915) vor. Er revidiert darin weitgehend die Ansichten früherer Untersucher, die noch nicht über die Mikrotomtechnik verfügten, und bringt auch gute Bilder junger Embryonen von *Helianthus annuus* bis zur deutlichen Ausgliederung der Kotyledonen. Ein älteres Stadium ist histologisch nicht auswertbar, und zwei Abbildungen des Sproßvegetationspunktes geben zwar die Verhältnisse richtig wieder, haben aber keine Verbindung zu den Bildern der jungen Stadien. SOUÈGES (1920) baut seine Arbeit über *Senecio vulgaris* auf CARANOS Ergebnissen auf und leitet davon den allgemein gültigen Typ der frühen Embryonalentwicklung der Kompositen, nämlich den *Astereentyp*, ab. Seine Nomenklatur werden auch wir benutzen. Beide Forscher stimmen in folgendem überein: die Zygote (Abb. 1a) teilt sich durch eine Querwand in die Zellen *ca* und *cb* (Abb. 1b). *ca* teilt sich der Länge nach, und *cb* quer in die Zellen *m* und *ci* (Abb. 1c). Durch weitere Teilungen der Etage *ca* entstehen die 4 Quadrantenzellen *q*. Die Zelle *m* teilt sich längs und die Zelle *ci* durch eine Querwand in *n* und *n'* (Abb. 1d). Jetzt treten im Stockwerk *q* schiefe Wände auf, die Etage *m* teilt sich weiter, *n* spaltet sich längs und *n'* teilt sich quer in die Zellen *o* und *p* (Abb. 1e).

Damit sind alle Etagen des Embryos ausgebildet. Die weiteren Stadien (Abb. 1f, g) zeigen lediglich noch eine Zellvermehrung in den einzelnen Stockwerken, von denen *q* die Kotyledonen und den Sproßvegetationspunkt liefert, *m* das Hypokotyl, das gesamte Plerom, Teile des Periblems und der Wurzelhaube, *n* die Initialen des Periblems und Sektoren der Wurzelhaube, *o* die Kolumella der Wurzel des Embryos und *p* den Suspensor. Die späteren Abbildungen lassen dies noch deutlicher erkennen. Zur leichteren Orientierung sei noch das Schema der oben

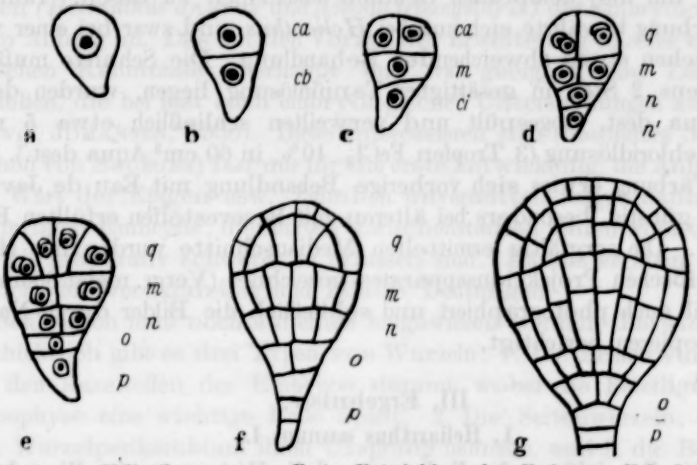


Abb. 1a—g. *Helianthus annuus.* Erste Entwicklung des Embryos. Vgl. den Text.

beschriebenen Zellteilungen augeführt; die Anzahl der Zellen einer Etage ist als Exponent angegeben. Die Pfeile zeigen die Bildungsprodukte nach der Nomenklatur von Souèges an.

$$
\begin{array}{l}
z^1 - ca^1 - ca^2 - q^4 - q^8 \rightarrow pco + pvt \\
\quad\ \ cb^1 - m^1 - m^2 - m^4 \rightarrow phy + icc \\
\qquad\qquad\ \ ci^1 - n^1 - n^2 \rightarrow iec \\
\qquad\qquad\qquad\quad n'^1 - o^1 \rightarrow co \\
\qquad\qquad\qquad\qquad\quad p^1 \rightarrow s
\end{array}
$$

Es bedeutet: *pco* Kotyledonarregion, *pvt* Vegetationspunkt des Sprosses, *phy* Hypokotyl, *icc* Initialen des Zentralzylinders, *iec* Initialen des Periblems, *co* Wurzelhaube (Kolumella), *s* Suspensor.

Von neueren, für uns wichtigen embryologischen Untersuchungen über Dikotyledonen seien folgende genannt. Miller und Wetmore (1945) beschreiben die vollständige Entwicklung von *Phlox drummondii.* Reeve (1948) berichtet u. a. über den Embryo und die Histogenese von *Pisum sativum.* 1952 erscheint die ausführliche, schon früher erwähnte

Arbeit von STEFFEN über *Impatiens glanduligera*. Über den Aufbau des Sproßvegetationspunktes von *Helianthus* liegen Untersuchungen von TROLL und RAUH (1950) und vor allem von RAUH und REZNIK (1953) vor. Sie bringen das Bild des Vegetationspunktes eines reifen Embryos und vermuten schon hier eine zweischichtige Tunica; deren Entstehung soll in unserer Arbeit geklärt werden.

MILLER und WETMORE (1945) führten eine Terminologie nach Form und Größe der Embryonen ein, der wir uns anschließen. Als Proembryo im Sinne von SOUÈGES bezeichnen wir demnach den Zustand bis zur Ausbildung der Kotyledonen. Der junge Embryo ist radiärsymmetrisch und gleicht einer gestielten Kugel (Abb. 1—3). Hierauf folgt der herzförmige (heart-shaped) Embryo, er ist durch die Ausbildung der Kotyledonen bilateralsymmetrisch. Seine Länge, die Kotyledonen nicht mitgerechnet, übersteigt nur wenig die Breite in der Höhe des Vegetationspunktes (Abb. 4—7). Durch Erstarkungswachstum der Wurzelspitze sowie durch Längenwachstum des Hypokotyls und der Wurzel wird die Gestalt der Embryonalachse zylindrisch. Wir bezeichnen diesen Entwicklungszustand als torpedoförmigen Embryo (torpedo stage) (Abb. 8—11). Der reife Embryo schließlich zeichnet sich durch die Verdickung der Achse, die beträchtliche Verlängerung der Kotyledonen und die ansehnlichen Mengen von Zellinhaltsstoffen aus (Abbildung 12—13.)

Die jüngsten Proembryonen, die untersucht wurden, bestätigen die Bilder von CARANO und SOUÈGES. Sie liegen den Figuren a, d, f und g der Abb. 1 zugrunde und wurden hier durch Abbildungen der genannten Autoren ergänzt. Der Entwicklungsgang ist der des Astereen-Typus. In Abb. 2 lassen sich noch deutlich die Grenzen der Stockwerke bestimmen. Wir sehen, daß die Etage *m* das zentrale Plerom und seitlich die Hauptmasse des Periblems liefert, *n* die „Perible minitialen" (*iec*-Zellen von SOUÈGES), *o* den Keimlingsabschluß (die Hypophyse) darstellt, und *p* den Suspensor bildet. Wir finden schon in diesem frühen Stadium in der Etage *o* eine einzige Zelle zentral liegen. Sie wurde von einer der beiden Mittelzellen von *o* in Abb. 1 g abgespalten und zeigt uns die Möglichkeit einer künftigen, mittleren Kolumellareihe an. Die beiden Mittelzellen der Etage *n* wollen wir indessen nicht, wie SOUÈGES es tat, als Initialen des Periblems (*iec*) bezeichnen, vielmehr als „Verbindungszellen" (*V*). Die Berechtigung für diese Umbenennung wird sich aus späteren Ausführungen ergeben. Als primäre Periblem initialen fungieren die Zellen seitlich dieses Paares, nämlich je ein bis zwei Zellen am Grunde der seitlichen Periblembögen. Einen ähnlichen Aufbau bietet Abb. 3; auch hier liegt keine starre Symmetrie vor; so ist die linke Periblemzelle der Etage *n* längs gespalten, die rechte aber quer, in der Etage *o* liegt nahe der Mitte eine größere Zelle, die nach ihrer Teilung

eine median liegende Zelle abgeben dürfte. Die Zellteilungen an beiden Flanken der Etage *n* zeigen den Beginn der Haubenbildung an.

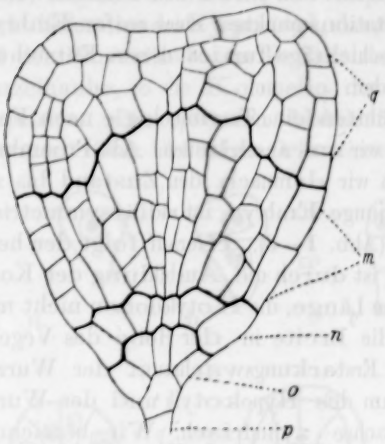


Abb. 2.

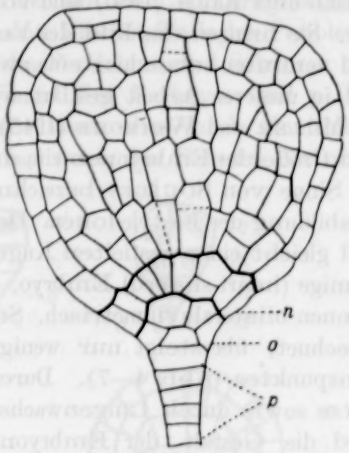


Abb. 3.

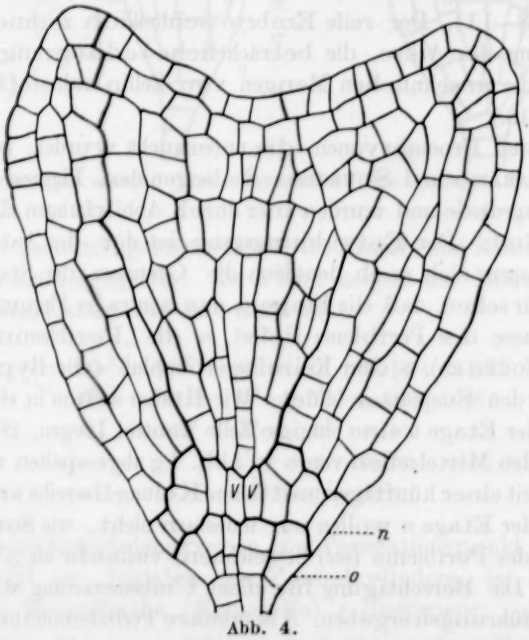


Abb. 4.

Abb. 2—4. *Helianthus annuus*. Entwicklung der Verbindungszellen *VV* ( = *icc*) aus der Etage *n*, und der Hypophyse aus *o*.

Den ersten herzförmigen Embryo gibt Abb. 4 wieder, doch sind die Verhältnisse im Gebiet der Wurzel noch nicht wesentlich verändert.

Am stärksten hat sich die Etage *m* vergrößert. Eine der 4 Pleromzellketten ist in die Mitte gerückt; auch die Etage *o* hat ihre Zellenzahl vermehrt und leitet durch Teilungen den Aufbau einer Kolumella ein. In Abb. 5 und 6 sehen wir, wie das zunächst einfache Dermatogen der

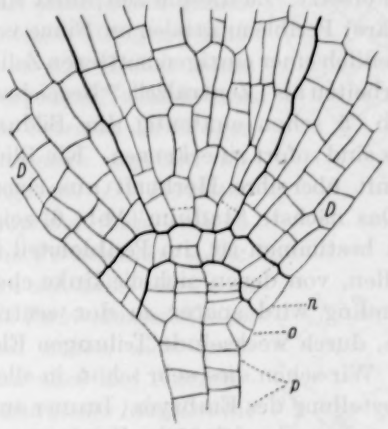


Abb. 5.

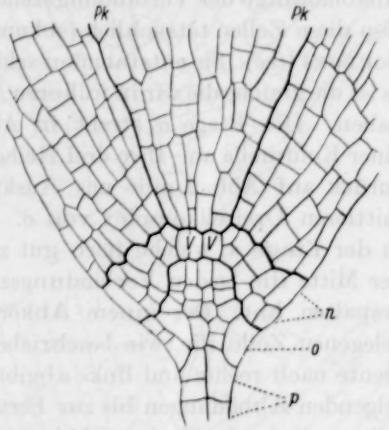


Abb. 6.

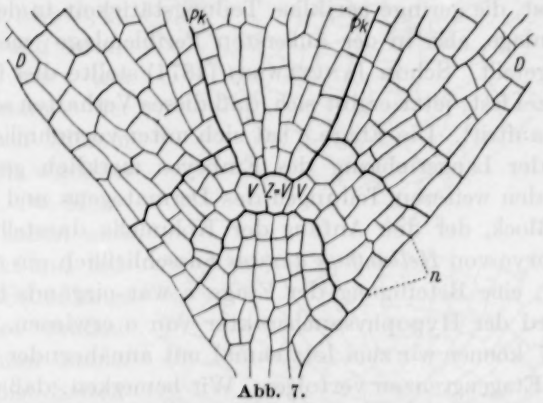


Abb. 7.

Abb. 5—7. *Helianthus annuus*. Beginn der Spaltung des Dermatogens (*D*) in den Etagen *m* und *n*. Die Verbindungszellen *VV* beginnen sich durch senkrechte Wandbildung zu vermehren, seitlich entstehen die neuen Periblem-initialen. Die Hypophyse *o* beginnt mit der Ausbildung der Kolumella. Das Perikambium *Pk* wird deutlich.

Etage *m* und *n* aufspaltet und die seitlichen Teile der Haube liefert. Weiter bemerken wir in Abb. 5, daß sich die Etage *n* oben abflacht und daß sich die Verbindungszellen zu teilen beginnen. Diese Teilungen verlaufen achsenparallel, die Querteilung in Abb. 5 links ist eine einmalige Ausnahme. Von nun ab beginnen für eine Zeitlang diese Zellen das Periblem zu ergänzen. Es werden abwechselnd rechts und links (allseits) Zellen abgegeben, die deutliche Dreizellengruppen mit schräg

liegender T-Teilung produzieren (Abb. 6). Es liegt das gleiche „Verschubsystem" vor, das wir kürzlich (Guttenberg, Heydel und Pankow, 1954) für die Initiale der Gramineenwurzel beschrieben haben. Die primären Peribleminitialen wandern nach oben und werden durch die Abkömmlinge der Verbindungszellen ersetzt. Zu diesem Zeitpunkt sind also diese Zellen tatsächlich (sekundäre) Peribleminitialen im Sinne von Souèges (*iec*). Sie entstammen schließlich einer einzigen mittleren Zelle; es ist die gleiche die wir in früheren Arbeiten als „Zentralzelle" bezeichnet haben. Die Etage *o* strebt in Abb. 5 schon eindeutig die Bildung einer Kolumella an. Ihre drei Reihen sind sofort zu erkennen. Ein Blick zurück auf Abb. 2 gibt uns Auskunft über ihre Herkunft aus einem mittleren Dreizellkomplex von *o*. Das nächste Stadium (Abb. 6) zeigt in der Etage *n*, welche noch gut zu bestimmen ist, im Periblemteil in der Mitte die beiden Verbindungszellen, von denen sich die linke eben gespalten hat. Der innere Abkömmling wird später zu der zentral gelegenen Zelle, die, wie beschrieben, durch wechselnde Teilungen Elemente nach rechts und links abgibt. Wir sehen dies sehr schön in allen folgenden Abbildungen bis zur Fertigstellung des Embryos. Immer auffälliger wird, wie schon aus Abb. 4, 5 und aus den folgenden Zeichnungen zu ersehen ist, die geringe perikline Teilungstätigkeit in der subepidermalen Zellenlage, also in der äußersten Periblemlage; meistens bleibt sie ganz ungeteilt. Schon Janczewski (1874) stellte dies für die angekeimte Wurzel fest; jetzt ergibt sich, daß dieses Verhalten sehr frühzeitg im Embryo auftritt. Die Etage *o* hat sich unter vornehmlich perikliner Teilung in der Längsrichtung des Embryos merklich gestreckt. Sie folgt damit den weiteren Teilungen des Dermatogens und bildet einen gewölbten Block, der den Anfang der Kolumella darstellt. Diese ist also im Embryo von *Helianthus annuus* ausschließlich ein Abkömmling der Etage *o*; eine Beteiligung der Etage *n* war nirgends festzustellen. Dadurch wird der Hypophysencharakter von *o* erwiesen.

In Abb. 7 können wir zum letztenmal mit annähernder Genauigkeit die unteren Etagengrenzen verfolgen. Wir bemerken, daß der Embryo anfängt, hier in die Breite zu wachsen. Das Plerom zeigt auf beiden Seiten ein bis zum Scheitel durchlaufendes Perikambium. In der Etage *n* sind die Verbindungszellen (Peribleminitialen) sehr klar zu erkennen. Offenbar hat die mittelste nach rechts hin eben eine Tochterzelle abgegeben und sich als zentrale Zelle regeneriert. Seitlich ist die Etage *n* im Periblem merklich breiter geworden, ihr Zuwachs wächst mit dem Plerom nach oben und harmoniert mit den Zellzügen der Etage *m* (vgl. auch Abb. 6). Die seitlichen Haubenteile haben an Mächtigkeit gewonnen, wozu besonders Dermatogenabkömmlinge der Etage *n* beitragen, die keilförmige Zellpakete liefern. Der Kolumellablock der Etage *o* ist sehr symmetrisch und mächtig geworden. Seine beiden Außenreihen werden unten quer gestreckt und antiklin geteilt, so daß sie sich den Seitenteilen der Haube anschließen und diese ergänzen.

In Abb. 8 verbreitert sich der Wurzelanteil des herzförmigen Embryos stark. Der Embryo erhält jetzt durch gleichzeitiges Längenwachstum die Gestalt eines Torpedos. Nunmehr sind die Grenzen der Etagen nur noch ungefähr anzugeben. *Der Periblemursprung flacht sich ab. Die Periblemzüge schließen sich dabei seitlich an die Verbindungszellen an und stehen nicht mehr steil über den Nachbarzellen dieser Initialen* wie in herzförmigen Embryonen (vgl. Abb. 6, 7). Diese Änderung resultiert einzig aus dem Dickenwachstum der Wurzel. Auch Plerom und Kolumella wachsen in die Breite. Die Kolumellazellen haben sich quer gestreckt und teilweise schon wieder längs geteilt. Ihre Außenreihen ergänzen immer deutlicher die Seitenteile der Haube, welche der Etage *n* entstammen. Den Beginn dieses Vorganges zeigte Abb. 7. Wir können also feststellen, *daß sich die Haube aus der Kolumella ergänzt.* Alle eben angeführten Tatsachen wie auch die folgenden Bilder lehren, daß auch der Wurzelvegetationspunkt ein Erstarkungswachstum

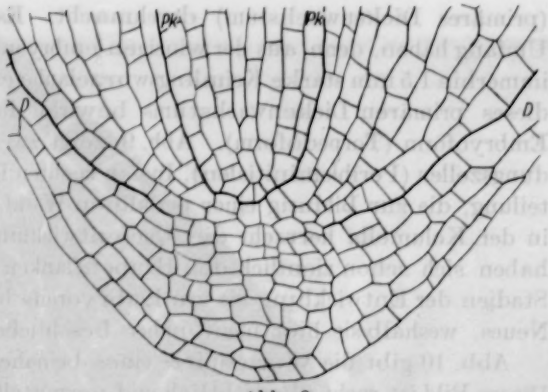


Abb. 8.

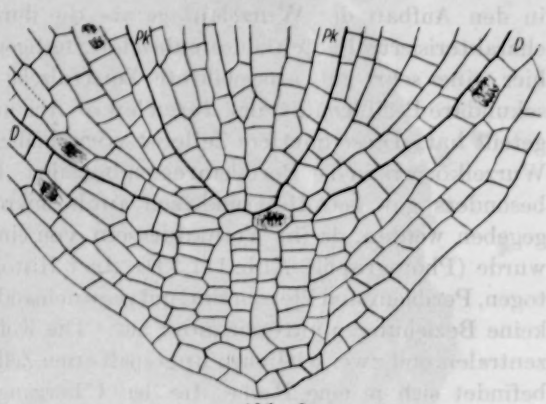


Abb. 9.

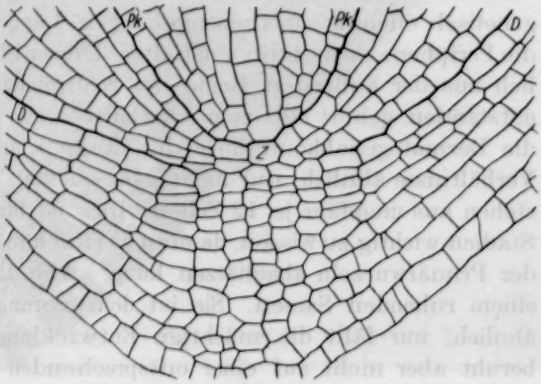


Abb. 10.

Abb. 8—10. *Helianthus annuus.* Weitere Ausgestaltung des Keimlings-Endabschnittes. Abflachung und Verbreiterung der Querzone zwischen Plerom und Haube. Die mittelste Verbindungszelle *V* wird zur Zentralzelle *Z*, die das Periblem ergänzt. Die Kolumella hat sich verbreitert, ihre Seitenreihen spalten auf und gehen allmählich in die vom Urdermatogen abstammenden Flankenteile der Haube über.

(primäres Dickenwachstum) durchmacht. Es muß einen ziemlichen Umfang haben, denn aus der winzigen embryonalen Anlage entsteht die immerhin 1,5 mm starke Keimlingswurzelanlage. Das stärkere Einsetzen dieses primären Dickenwachstums bewirkt das Auftreten der neuen Embryoform (Torpedoform). Abb. 9 zeigt zwei quergestreckte Verbindungszellen (Periblemінitialen). In der rechten ist aber bereits die Kernteilung, die zur Bildung einer periklinen Wand führt, erkennbar. Auch in der Kolumella herrscht die Querentwicklung vor. Ihre Seitenteile haben sich schon ziemlich den Haubenflanken angeschlossen. Weitere Stadien der Entwicklung bis zur Embryoreife bringen nichts wesentlich Neues, weshalb sie hier nicht näher beschrieben zu werden brauchen.

Abb. 10 gibt die Wurzelspitze eines beinahe reifen Embryos wieder. Dieses Bild ist recht übersichtlich und vermittelt einen besseren Einblick in den Aufbau der Wurzelanlage als die durch extrem flache Zellen charakterisierte Radicula des ruhenden, fertigen Embryos. Es erscheint hier eine sehr gut ausgebildete Zentralzelle (Verbindungszelle oder sekundäre Periblemінitiale), deren linker Abkömmling sich eben periklin geteilt hat. Diese mittlere Zelle ist vornehmlich an der Erstarkung des Wurzelkörpers in der Periblemregion beteiligt. Sie war in diesem Schnitt besonders gut getroffen und soll auch mikrophotographisch wiedergegeben werden, da ihr Vorhandensein von einigen Seiten angezweifelt wurde (Photographie Abb. 11). Die drei Histogene für Haube, Dermatogen, Periblem und Plerom sind gut gegeneinander abgegrenzt und weisen keine Beziehungen untereinander auf. Die Kolumella besteht aus einer zentralen und zwei seitlichen ungespaltenen Zellreihen. Auf ihren Seiten befindet sich je eine Reihe, die den Übergang zu den Haubenflanken vermittelt. Links schließt sich ein keilförmiger Block an, der aus zwei genetisch offenbar zusammengehörigen Längsreihen besteht, die gegen die Peripherie zu antiklin aufspalten. Dieser Block ist höchstwahrscheinlich aus der äußersten Reihe der Kolumellaanlage in Abb. 9 und 10 entstanden, gehört also zum Abschnitt *o* (der Hypophyse), woran dann die Dermatogenabkömmlinge der Etage *n* grenzen. Rechts liegen die Verhältnisse ähnlich, nur nicht ganz so klar. Die Kolumellareihen bestehen aus ungefähr je 12 Zellen. Dies ist für die Beurteilung späterer Stadien wichtig zu wissen, da man hiernach recht gut das Alter wachsender Primärwurzeln abschätzen kann. Abb. 12 zeigt eine Radicula aus einem ruhenden Samen. Sie ist dem vorangegangenen Stadium sehr ähnlich, nur fällt die mächtige Entwicklung in die Breite auf. Sie beruht aber nicht auf einer entsprechenden Zellvermehrung, sondern vielmehr auf betont transversalem Wachstum der einzelnen Zellen. Wir sehen die drei Initialen des zentralen Pleroms, die schon Janczewski beschrieben hat. Das Perikambium ist nunmehr, wie auch in allen folgenden Abbildungen, deutlicher individualisiert als in den jüngeren

Abb. 11. *Helianthus annuus*. Mikrophotographie zur Abb. 10.

Embryonen. Am Periblemursprung befinden sich zwei durch ihre Größe ausgezeichnete Initialen (Verbindungszellen). Die antikline Teilung der

einen von ihnen hat noch nicht stattgefunden. An sie schließen sich das stark aufspaltende innere Periblem und das einschichtige Subdermatogen an. Die Kolumella besteht aus zwei zentralen Reihen und stark aufspaltenden Seitenblöcken. Diese Abbildung ähnelt übrigens sehr der stark schematisierten von Reinke (1871). Er hat also offenbar ein nur sehr kurz angekeimtes Stadium verwendet, bei dem der Vegetationspunkt noch unverändert war. Das ergibt sich auch daraus, daß seine Kolumellareihen nur aus 14 Zellen bestehen. Die flache Gestalt der Kolumellazellen macht es verständlich, daß Reinke auch sie für aufgespaltenes Dermatogen ansah. Dieses mißverstandene Bild beschreibt er als „wachsende Wurzel"; es bildete für lange Zeit die Grundlage für den sogenannten allgemeinen Angiospermentyp.

Der Übergang zur Konfiguration des Längenwachstums der Wurzel unter Beteiligung des Vegetationspunktes erfolgt indessen erst beträchtlich später, und zwar 3—4 Tage nach der Keimung bei einer Wurzellänge von etwa 3—4 cm. Wie die weiteren Abbildungen lehren, genügt zunächst das einfache Streckungswachstum aller, besonders aber der rückwärtsliegenden Zellen, um den Austritt der Radicula aus der Achaene zu bewerkstelligen. Abb. 13 gibt eine etwa einen Tag gewachsene, 1 cm lange Wurzel wieder. Wir sehen ein gegenüber früher noch fast unverändertes Bild, nur haben sich die Zellen in der Längsrichtung der Wurzel gestreckt. Daher streben die Linien, die durch die Plerom-Periblem- und Periblem-Haubengrenze gebildet werden, auch schneller die vertikale Richtung an. Die obersten Kolumellazellen und die daran anstoßenden Zellen der Wurzelhaubenseiten haben sich bereits periklin geteilt. Die Grenze zwischen Periblem und Kolumella beginnt sich zu verwischen. So drängen sich die Dreiergruppe links neben der trapezförmigen Zentralzelle und zwei Dreiergruppen rechts von ihr bereits nach unten. Durch perikline Teilungen entstehen kleine unten liegende Zellen, die bereits den Anschluß an alte Kolumellareihen finden. Aber die Zellkonfiguration der wachsenden Wurzel ist noch nicht erreicht. Das ersehen wir aus der Kolumella. Diese hat sich zwar bis auf das Doppelte verlängert, die Anzahl der Zellen ihrer Reihen hat sich aber, abgesehen von der obersten Teilung, noch nicht vermehrt. Ein ähnliches Stadium, wie das eben geschilderte, scheint Janczewski (1874) vorgelegen zu haben. Seine Abbildung zeichnet sich gegenüber der Reinkes durch eine natürliche Anordnung der Zellen aus. Trotzdem war auch seine Wurzel noch zu jung, um die endgültige Wachstumsform erkennen zu lassen. Eine 1,5 cm lange und zwei Tage alte Wurzel zeigt Abb. 14. Die Zellanordnung ist hier noch ähnlich wie in Abb. 13, doch sieht man besonders rechts deutlich, wie sich die Ergänzung der subdermatogenen Lage des Embryos vollzieht. Die Aufteilung der oberen Kolumellazellen ist fortgeschritten, dabei finden Querteilungen

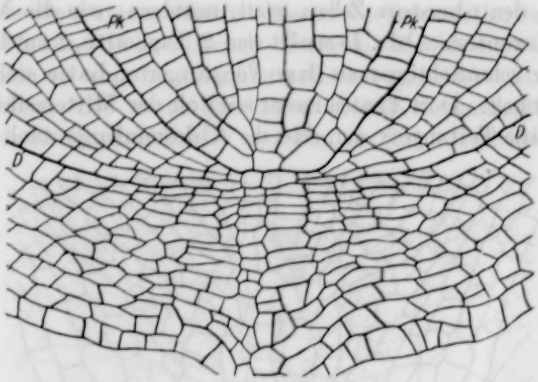


Abb. 12.

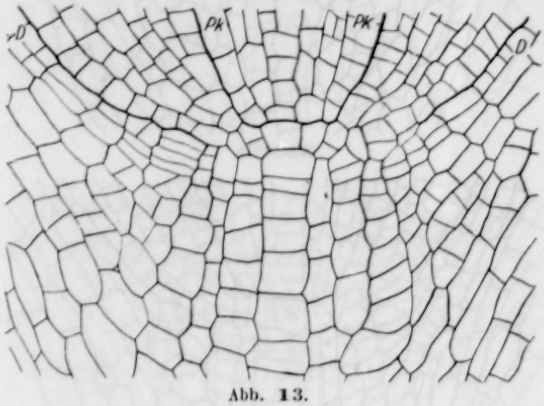


Abb. 13.

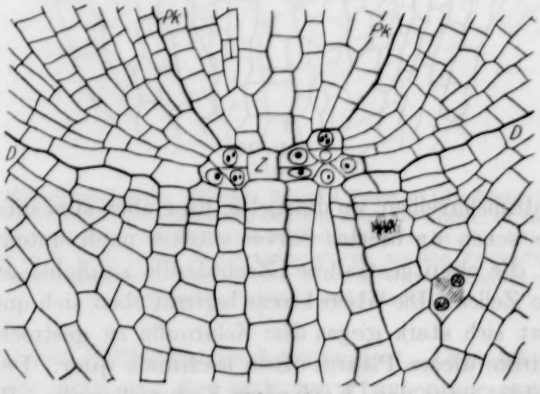


Abb. 14.

Abb. 12—14. *Helianthus annuus.* Abb. 12 stellt den fertigen Wurzelpol des Embryos dar; auffallend ist die Querstreckung der Zellen. Die Zentralzelle hat sich antiklin geteilt. Abb. 13 und 14: Wurzeln 1 und 2 Tage gewachsen, 1 und 1,5 cm lang. Längsstreckung der Zellen. An den Seiten der Kolumella beginnen seitliche Abkömmlinge der Verbindungszellen (mit Kernen in Abb. 14) sich so zu teilen, daß ihre Tochterzellen teils Anschluß an das Periblem, teils an das Dermatogen und damit an die Haube erlangen.

nicht nur in den obersten Zellen statt, sondern, wie die Mitose rechts zeigt, auch darunter. Abb. 15 stellt eine 2 Tage alte, 1 cm lange Wurzel dar. Sie war schmächtiger als ihre Vorgängerin, hatte sich aber schon weiter entwickelt. Dort traten zwar seitlich der Mittelzelle bereits auffällige perikline Teilungen auf, die die Abkömmlinge nach unten, d. h.

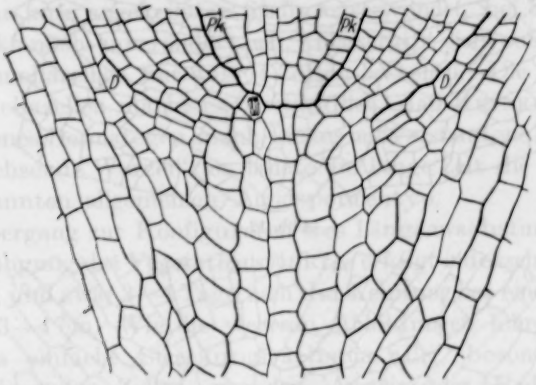


Abb. 15.

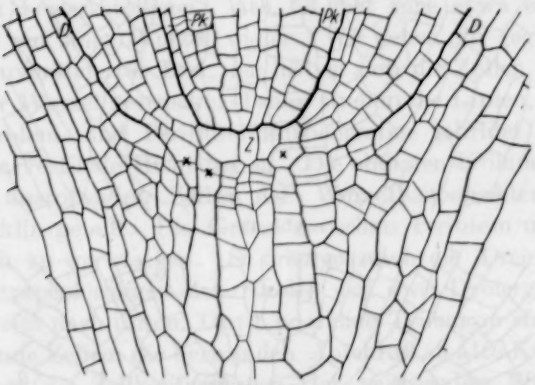


Abb. 16.

gegen die Kolumellareihen zu drängten, hier aber sind diese Periblemabkömmlinge schon an beiden Seiten stärker nach unten gewachsen; links lieferte die eben gespaltene Zentralzelle zunächst zwei übereinanderliegende Zellen. Die obere kurze beginnt eben sich quer zu teilen, die untere hat sich stark gegen die Kolumella zu gestreckt und längs geteilt, die linke dieses Paares oben nochmals quer. Das gestreckte Zellenpaar bildet jetzt den Kopf einer Kolumellareihe. Rechts haben sich zwei Abkömmlinge der Zentralzelle stark achsenparallel gestreckt. Sie führen einerseits zum Periblem, überdachen aber auch, ähnlich wie links, die Kolumella, und die innere hat zu dieser eine kleine Zelle abgeschnürt. Wie ein Blick auf die Höhe des Dermatogenabschlusses

lehrt, gehören die unteren Hälften dieser Periblemzellen rein lagemäßig schon zur Haube. Die mittlere zentrale Perible minitiale hat sich antiklin geteilt, ist aber im Längenwachstum gegenüber ihren Nachbarn zurückgeblieben. Die unter ihr befindliche Kolumellazelle ist infolgedessen „nach oben gewachsen" und hat so das Abwärtswachstum der

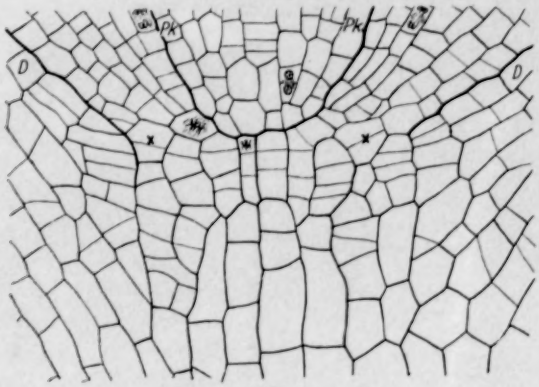


Abb. 17.

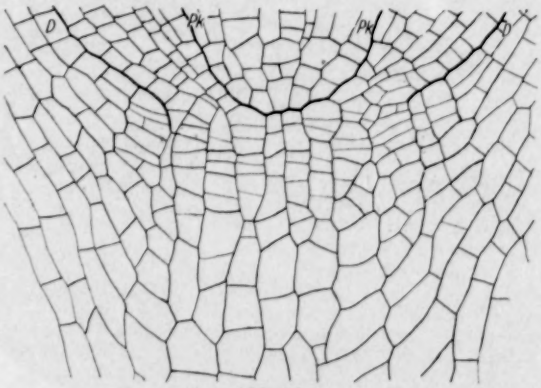


Abb. 18.

Abb. 15—18. *Helianthus annuus*. Wurzeln 2 und 4 Tage alt (die letzte 3,5 cm lang). Der Anschluß der seitlichen Verbindungszellen wird in Abb. 16 klarer; es beginnt die „Kniebildung". Hier und in Abb. 17 sieht man das Eindringen (*xx* in Abb. 16) in die Kolumellaflanken. Dieses ist in Abb. 17 (*x*) weit fortgeschritten, aus den Verbindungszellen ist eine Sekundärkolumella entstanden, die sich in Abb. 18 weiter vergrößert. Flankenzellen verbinden Periblem und Haube.

sie flankierenden Periblemzellen kompensiert. Dem Längenwachstum der Kolumella muß das der seitlichen Haubenteile entsprechen. Es drückt sich aus in unregelmäßigen dreieckigen Zellpaketen, die durch fast liegende ⊨-Wände geteilt sind. Dieses Stadium ist für die spätere Entwicklung so wichtig, daß es ausführlich besprochen werden mußte. Auch erscheint hier zum ersten Male jene Konfiguration, die GUTTEN-

Abb. 19.

berg in früheren Arbeiten als „Hufeisenbogen" bezeichnete, und die Clowes (1950) als „cup" beschrieben hat. Der Genannte glaubte, in seinen Bildern einen Widerspruch zu dem von Guttenberg aufgestellten Begriff einer Zentralzelle erblicken zu müssen. Jetzt ergibt sich,

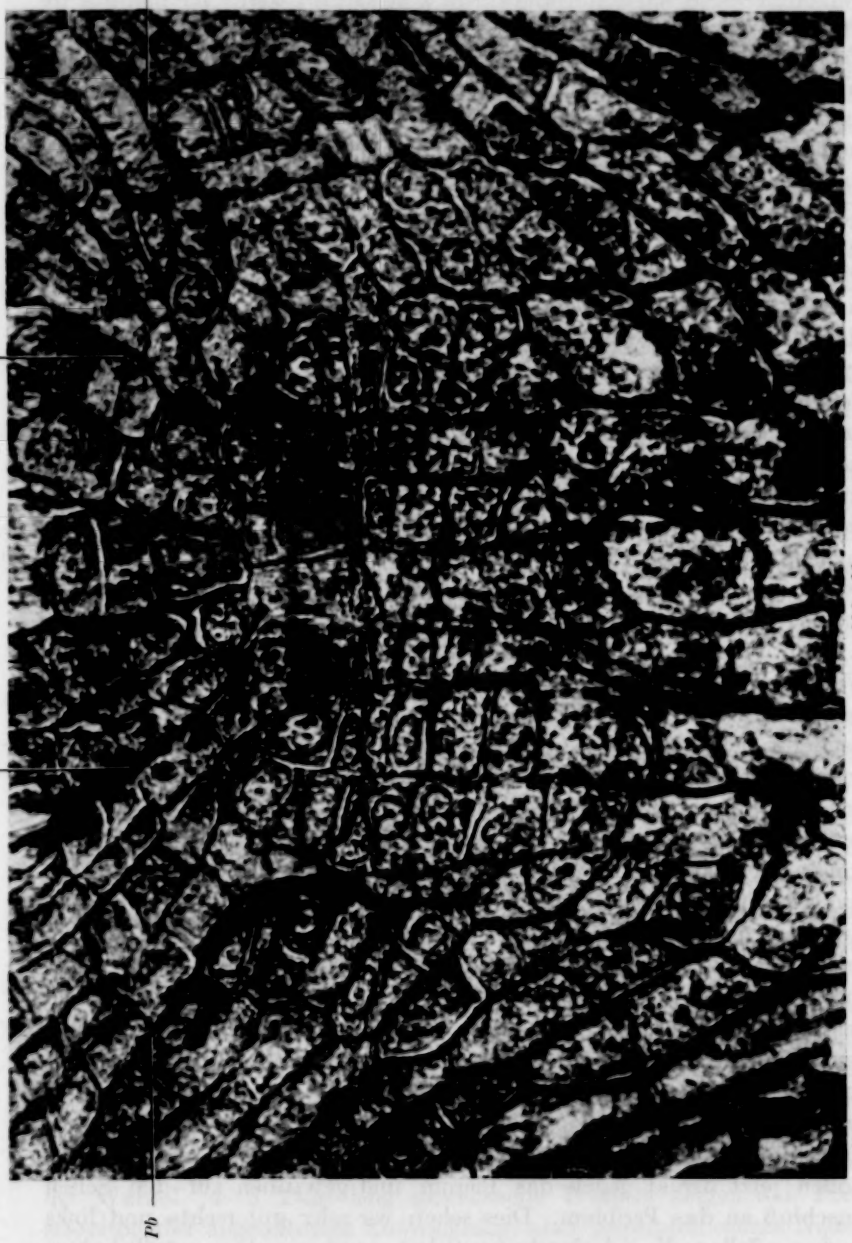


Abb. 20.

Abb. 19 u. 20. *Helianthus annuus.* Mikrophotographie der wachsenden Primärwurzel, in 20 die Mitte stärker vergrößert. Man sieht hier die Sekundärkolumella deutlich abgegrenzt gegen die primäre und die Teilungen am Periblemursprung, die alle Teile des Mantels ergänzen. Plerom- und Periblemgrenze durch Striche markiert.

*daß es sich lediglich um zwei verschiedene Entwicklungsstadien handelt*, die bisher nicht in Verbindung gebracht werden konnten. Auch erscheint von nun ab immer deutlicher ein knieförmiger Bogen zu beiden Seiten

der Kolumella, der die Flankenteile der Haube gegen jene abgrenzt. *Innerhalb der Kniebögen findet sich eine offene Kommunikation zwischen Periblem und den Seitenteilen der Kolumella.* Die 2 Tage alte, 2 cm lange Wurzel der Abb. 16 ähnelt der vorangegangenen sehr. An die Zentralzelle grenzt links zunächst ein zusammengehörendes Zellenpaar, das an das obere Periblem grenzt und dieses ergänzt. Darunter folgen nebeneinander zwei quergeteilte Zellen ($x$), die zwar mit ihren beiden oberen Elementen die einschichtige untere Periblemlage ergänzen, aber mit ihren unteren Abkömmlingen tief in den Kolumellabezirk eindringen. Die richtige Deutung dieses Bildes ist nur möglich, wenn man die noch nicht so weit fortgeschrittene Entwicklung auf der rechten Seite und die entsprechenden Stellen von Abb. 15 vergleicht. Aus Abb. 15 und 16 ergibt sich: *Seitliche Abkömmlinge der Zentralzelle (Verbindungszelle, Periblemінitiale) ergänzen die seitlichen Teile der Kolumella und damit auch das dort einmündende neue Dermatogen. Wir können also die mit x versehenen Zellen als neue Haubeninitialen bezeichnen (Hi).* Die mittelsten alten Kolumellakopfzellen haben sich in Abb. 16 in Vierer- und Fünferblocks geteilt. Dies ist nach Schüepp (1916) die definitive Anzahl einer solchen genetischen Einheit. Seitlich unter den mit $x$ angezeichneten Stellen unterblieb die Teilung, da hier die Abkömmlinge der Zentralzelle einrücken.

Abb. 17 zeigt den Längsschnitt durch eine 4 Tage alte, 4 cm lange Wurzel. Im Zentrum sehen wir einen Block von 6 Zellzügen, der von der Zentralzelle und ihren seitlichen Abkömmlingen abstammt. Die Tendenz, sich gegen die Kolumella unter querer Teilung vorzuschieben, ergreift also, von der Seite her beginnend, nunmehr den ganzen Periblemursprung. *Somit geht die Ergänzung der gesamten Kolumella von der Zentralzelle aus.* Links ist aus den $x$-Zellen (*Hi*) der Abb. 16 ein Zapfen von Zellen entstanden, der tief zwischen die alte Flankenfläche der Haube und die alte Kolumella vorspringt. Zwischen der Flanke und diesem Keil liegt der erwähnte äußerst charakteristische Grenzbogen. Rechts sind die Verhältnisse nicht so übersichtlich. Es ist nicht mehr sicher zu entscheiden, wo nach rechts zu die Grenze zwischen dem alten und dem neuen Teil liegt. In der Mitte des Bildes ist die Grenze zwischen der neuen und der alten Kolumella an der starken Verzahnung der Zellkomplexe sehr deutlich zu erkennen. Blicken wir auf die Entwicklung zurück, so ergibt sich, *daß die embryonale Kolumella von der Etage o, die der wachsenden Wurzel von der Etage n gebildet wird.* Ihre Zellzüge stoßen jetzt direkt gegen das Plerom und gewinnen auf den Seiten Anschluß an das Periblem. Dies sehen wir sehr gut rechts und links an den $x$-Zellen, die sich durch eine Schrägwand gerade so geteilt haben, daß ihr oberer Abkömmling zum Periblem, der untere zur Kolumella

zu rechnen ist. Das Plerom bewahrt weiterhin seine Selbständigkeit. Abb. 18 stammt von einer 3,5 cm langen, 4 Tage alten Wurzel. Sie entspricht grundsätzlich den Verhältnissen des vorigen Bildes, doch sind hier beide Seitenteile klar. Die aus den Haubeninitialen (*Hi*) entstandenen Zellpakete ragen seitlich tief in das Haubengewebe hinein. *Der ganze Hufeisenbogen (cup) wird also von den Abkömmlingen der Zentralzelle gebildet.* Die Ergänzung der Kolumella ist auch leicht daran zu erkennen, daß zu den ursprünglich etwa 12 Zellen jeder Längsreihe noch sechs weitere kommen. Der Absatz zwischen der alten und der neuen Kolumella ist drei Zellreihen breit, die neue vier (vgl. auch die angefügten Mikrophotographien, Abb. 19 und 20).

Abb. 18 macht das weitere Wachstum verständlich. Die Angelpunkte der Entwicklung liegen in den Zellblöcken, die den Ansatz der Kolumella seitlich flankieren. Rechts sieht man als „Kopf" einer seitlichen Reihe der „Sekundärkolumella", eine große Zelle, die sich zweimal quergeteilt hat. Die größte oberste Zelle wird das Periblem ergänzen, die mittlere das Dermatogen fortsetzen, die unterste die Kolumella verlängern. Wie das erfolgt, lehren uns die Verhältnisse auf der linken Seite. Wieder finden wir zunächst einen dem rechten entsprechenden Dreierblock übereinanderliegender Zellen. Noch weiter links, angrenzend an das „Knie", befinden sich zwei Haubenreihen, die wohl genetisch zusammengehören. Hier fällt zunächst der an das „Knie" angrenzende Block auf, der links hellere Periblemінitialen abgab, während rechts die Zellen noch sehr plasmareich sind. Wir sehen hier, wie das „Knie" entsteht. Es wird bei weiterem Wachstum an Stelle des älteren treten. Die beiden linken Kolumellareihen haben aber auch einen gemeinsamen Kopf, der auch die obersten drei Anfangszellen des Periblems einschließt. Wir haben uns also vorzustellen, daß die von den seitlichen Sekundärkolumellaköpfen gebildeten Periblemelemente mit dem wachsenden Plerom zur Wurzelbasis abwandern, die unteren Abkömmlinge der Kopfzellen vorübergehend wieder ein Knie bilden, und daß dann ein neuer Dreierblock an diese Seite rückt.

Antikline Teilungen erfolgen hauptsächlich in den peripheren Teilen der Haube, wo die größte Längsausdehnung der Zellen mit der Längsrichtung der Wurzel schon annähernd zusammenfällt. Dagegen sind die Haubenzellen in der Nähe des Periblems fast quer zur Längsrichtung der Wurzel orientiert, und es treten hier vornehmlich perikline Teilungen auf. Beide Male erfolgen die Teilungen im Sinne eines Längenwachstums der Wurzel. 4—5 Tage lang gewachsene Wurzeln zeigen das Fortschreiten der angebahnten Entwicklung, aber prinzipiell nichts Neues. Ältere Stadien haben wir nicht untersucht. Die alte Kolumella und die angrenzenden Seitenteile werden allmählich abgestoßen und durch neuen

Zuwachs der sich weiterteilenden Initialzone ergänzt. In den Abb. 21 bis 25 versuchten wir, die wichtigsten Etappen in der Entwicklung der Primärwurzel schematisch darzustellen. Als Unterlage dienten die hier wiedergegebenen und weitere Medianschnitte. Man sieht, wie das in Abb.

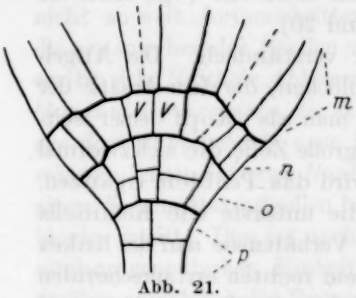


Abb. 21.

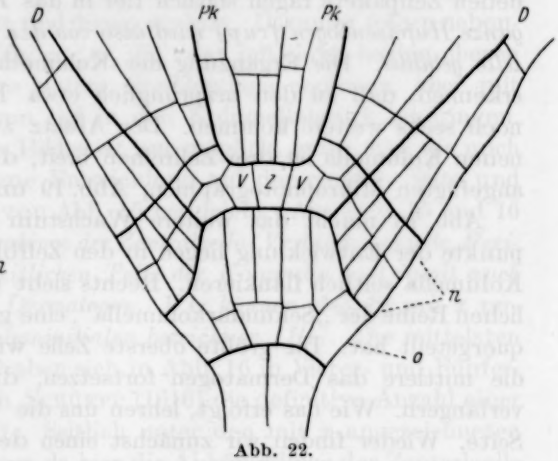


Abb. 22.

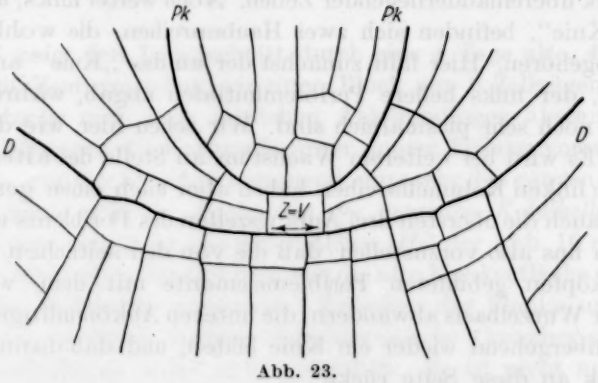


Abb. 23.

21 im Zentrum der Etage *n* liegende Zellenpaar *V V* einen Abkömmling in die Mitte rückt (Abb. 22). Die so entstandene Zentralzelle *Z* ergänzt zunächst durch abwechselnde, antikline Rechts-Linksteilung das Periblem, aus dem Abschnitt *o* entwickelt sich die Hypophyse. Abb. 23 gibt die Verhältnisse der fast fertigen Wurzel des ruhenden Embryos wieder, Abb. 24 zeigt, wie zu Beginn des Längenwachstums aus den unteren Zellen der beiden ersten Periblemelemente (Zentralzellenabkömmlinge) durch achsenparallele Streckung die Haubeninitialen *Hi* entstehen. Abb. 25 gibt die Verhältnisse der älteren wachsenden Wurzel wieder.

*b) Die Entwicklung des Achsenvegetationspunktes.*

Unsere Schnitte boten Gelegenheit, auch den Sproßvegetationspunkt in seiner ersten Entwicklung zu verfolgen. Da solche Angaben noch

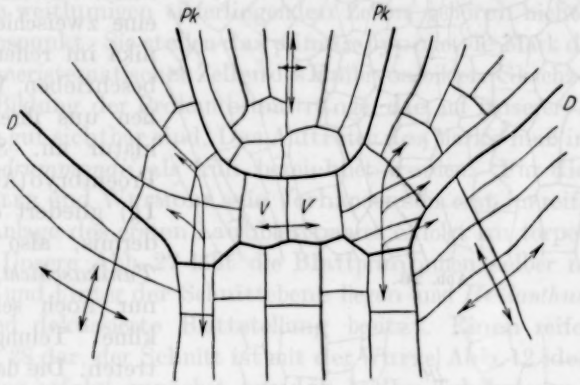


Abb. 24.

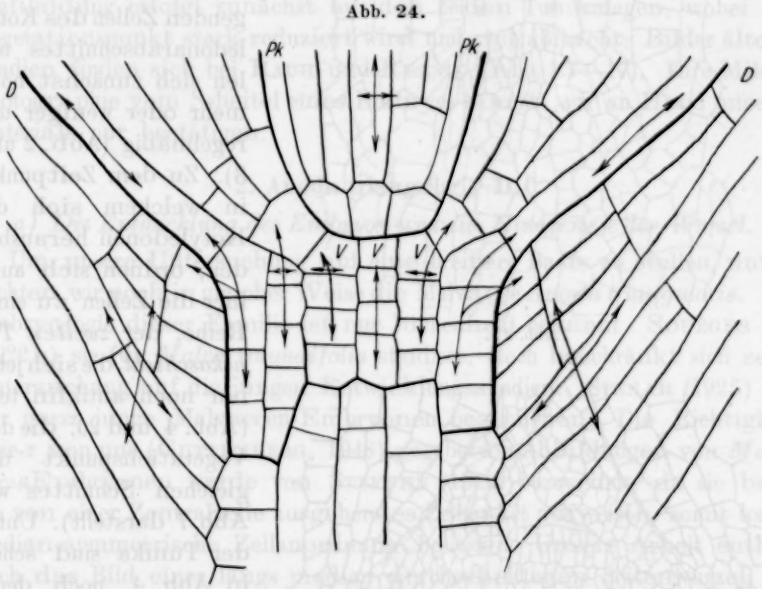


Abb. 25.

Abb. 21—25. *Helianthus annuus.* Schematische Darstellung der Wurzelentwicklung. Die Zellen *V V* liefern die Zentralzelle *Z*, diese erst das Periblem (21—23). In 24 beginnt die Aufspaltung der Eckzellen (neben *V V*) und die Verbindung von Periblem und Haube, in 25 ist die Sekundärkolumella entstanden und seitlich von ihr die von den seitlichen Haubeninitialen gebildeten Zellreihen.

spärlich sind, wollen wir in Kürze darüber berichten. Für ältere Embryonen und die wachsende Pflanze von *Helianthus* sind die Verhältnisse

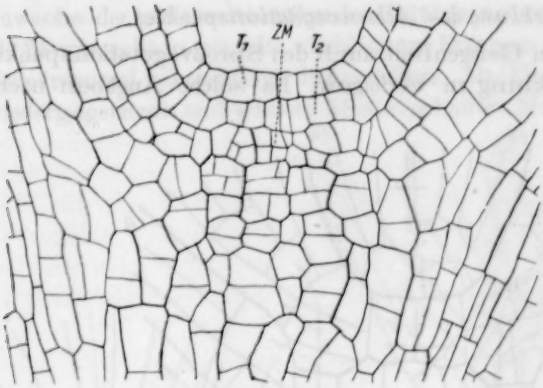


Abb. 26.

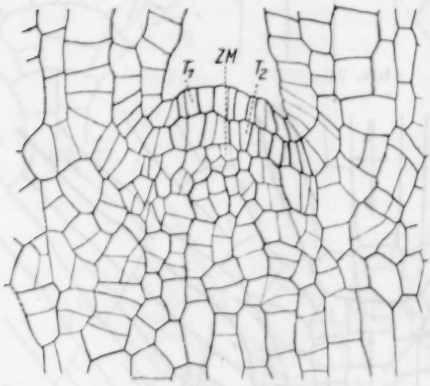


Abb. 27.

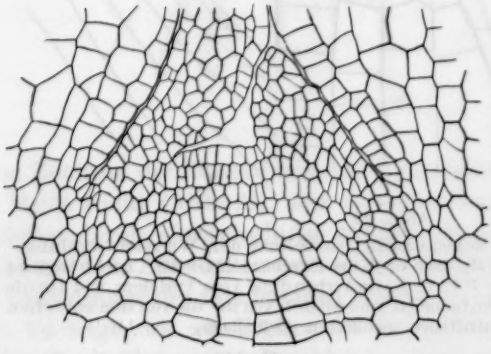

Abb. 28.

Abb. 26—28. *Helianthus annuus.* Entstehung des Epikotyls in drei aufeinanderfolgenden Stadien. $T_1T_2$ die beiden Tunikaschichten, *ZM* das Zentralmeristem.

schon durch Troll und Rauh (1950) sowie Rauh und Reznik (1953) geklärt. Von diesen wurde eine zweischichtige Tunika im reifen Embryo beschrieben. Wir schließen uns ihrer Nomenklatur an. Schon der Proembryo (Abb. 1 f und 1 g) gliedert eine Epidermis, also die *erste Tunikaschicht*, ab, in der nur noch selten perikline Teilungen auftreten. Die darunterliegenden Zellen des Kotyledonarabschnittes teilen sich zunächst noch mehr oder weniger unregelmäßig (Abb. 2 und 3). Zu dem Zeitpunkt, in welchem sich die Kotyledonen herausbilden, ordnen sich auch hier die Zellen zu einer Reihe, der *zweiten Tunikaschicht*, die sich jetzt nur noch antiklin teilt (Abb. 4 und 26, die den Vegetationspunkt des gleichen Schnittes wie Abb. 7 darstellt). Unter der Tunika sind schon in Abb. 4, noch deutlicher in Abb. 26, auffällige Zellblöcke sichtbar; sie sind aus einzelnen Zellen hervorgegangen, die sich fast ohne Größenzunahme quer und längs teilen. Sie

stellen das spätere *Zentralmeristem* des *Korpus* dar. Unter Vorwölbung des Vegetationskegels schreiten solcheTeilungen seitlich fort,wobei ein schalenförmiger Komplex entsteht (Abb. 27, 28). Zentral liefert dieser des sekundäre Mark bzw. die *Markmutterzellen* seitlich ein Flankenmeristem. Die großen weitlumigen tieferliegenden Zellen gehören nicht mehr zum Vegetationspunkt. Sie stellen das primäre hypokotyle Mark dar, das sich direkt aus meristematischen Zellen des Embryos bildet. Gleichzeitig erfolgt auch die Bildung der Prokambiumstränge, die auf unserer Abb. 27 an den Seiten gut sichtbar sind. Das Auftreten des Marks muß im Vergleich zu *Phlox drummondii* als früh bezeichnet werden. Für diese Pflanze geben Miller und Wetmore sein Vorhandensein erst im reifen Embryo an. Die Anlage des ersten Laubblattpaares erfolgt im torpedoförmigen Embryo. Unsere Abb. 27 läßt die Blattprimordien selber nicht sehen, da sie vor und hinter der Schnittebene liegen und *Helianthus annuus* in der Jugend dekussierte Blattstellung besitzt. Einen reifen Embryo stellt Abb. 28 dar, der Schnitt ist mit der Wurzel Abb. 12 identisch. Die Blattbildung erfolgt zunächst aus den beiden Tunikalagen, wobei der Vegetationspunkt stark reduziert wird und sich abflacht. Bilder älterer Stadien finden sich bei Rauh und Reznik (Abb. 15—17). Ihre Mikrophotographie vom Scheitel eines Embryos können wir an Hand unseres Materials nur bestätigen.

### 2. Anoda triangularis D. C.

*a) Die Entwicklung des Embryos und die Histogenese der Wurzel.*

Um unsere Untersuchung auf eine breitere Basis zu stellen, untersuchten wir noch in gleicher Weise die Malvacee *Anoda triangularis*. Die Embryologie dieser Familie ist nur lückenhaft bekannt. Souèges hat (1922b) sie für *Malva rotundifolia* studiert, doch beschränkt sich seine Untersuchung auf die jungen Entwicklungsstadien. Stenar (1925) hat nur ganz junge Malvaceen-Embryonen beschrieben. Die Richtigkeit weie-r von uns (Guttenberg, 1948) gegebenen Abbildungen von *Malva Alcea*Embryonen wurde von Steffen (1952) bezweifelt, da sie basal ein von einer Zentralzelle ausgehendes Zellpaket aufweisen, somit keine median-symmetrische Zellanordnung besitzen. Unsere Arbeit enthält auch das Bild einer längs median durchschnittenen Seitenwurzel, die am Periblemursprung zwei übereinanderliegende Zentralzellen aufweist und deutlich den hufeisenförmigen Initialbogen erkennen läßt. Ältere Untersucher wachsender Wurzeln von Malvaceen (Erikson, 1878, Flahault, 1878) fanden keine scharfe Grenze zwischen Periblem und Haube.

Nach Souèges gehören auch die Malvaceen zum Astereentypus der Embryoentwicklung. Während aber bei der „*Senecio*-Variation" der

Abschnitt *m* außer dem Hypokotyl auch die Pleromінitialen der Wurzel bildet, erzeugt bei der „*Urtica*-Variation", zu der die Malvaceen gehören, der gleiche Abschnitt nur das Hypokotyl (Johansen, S. 117).

Wir wollen den Text im folgenden sehr kurz halten und im wesentlichen die Bilder sprechen lassen.

Bei *Anoda triangularis* befindet sich in jedem Fruchtknotenfach eine kampylotrope Samenanlage. Der Embryokörper ist im reifen Zustande

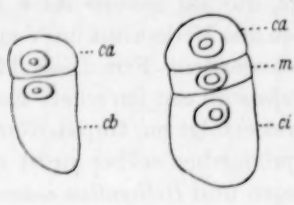


Abb. 29.




Abb. 30.

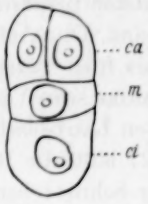


Abb. 31.

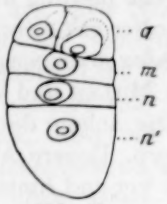


Abb. 32.

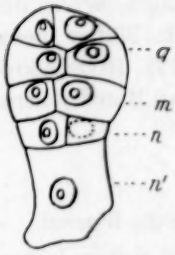


Abb. 33.

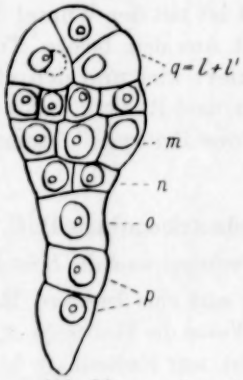


Abb. 34.

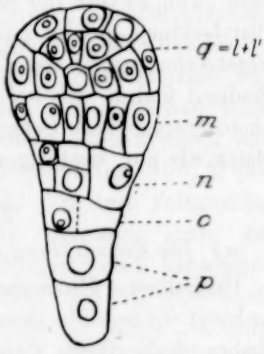


Abb. 35.

Abb. 29—35. *Anoda triangularis*. Entwicklung des Embryos. In Abb. 34 erscheint die Epiphyse, nunmehr sind alle Etagen angelegt.

nur wenig gebogen, während die bereits weit entwickelten Kotyledonen stark gefaltet und in einem Winkel von fast 90° zur Embryoachse gekrümmt sind.

Die Entwicklung des Proembryos von *Anoda triangularis* können wir mit den Studien von Souèges an *Malva rotundifolia* vergleichen. Die Nomenklatur von Souèges wurde übernommen. Abb. 29—34 zeigen die ersten Entwicklungsschritte des Embryos bis zur Ausbildung aller fünf Etagen. Der Abschnitt *o* schreitet erst ab Abb. 35 zur Teilung. Abb. 35—38 lassen erkennen, daß der basale Pleromabschluß (*icc*) tatsächlich aus *n* und nicht wie bei *Helianthus* aus *m* gebildet wird. Am wichtigsten wird für uns die Ausbildung des Abschnittes *o*, der auch hier die Hypophyse bildet, aber rascher heranwächst wie bei *Helianthus*. *o* hat sich in Abb. 38 in zwei Etagen geteilt. In Abb. 40 sieht man, wie

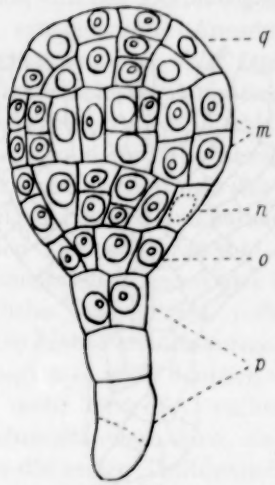


Abb. 36.

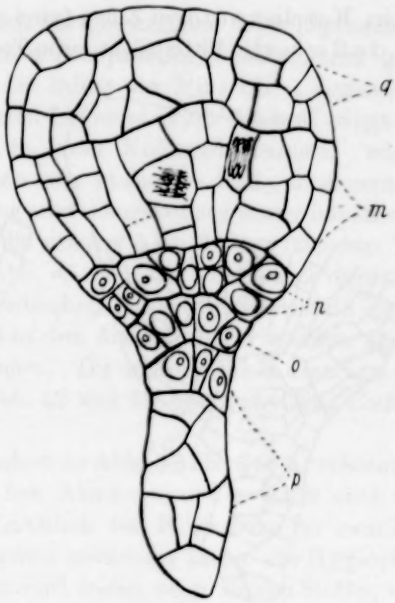


Abb. 37.

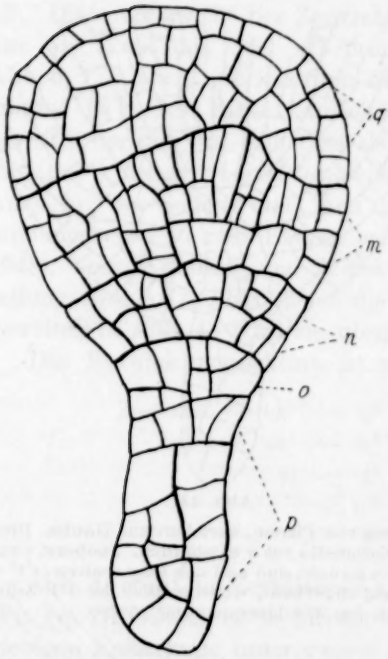


Abb. 38.

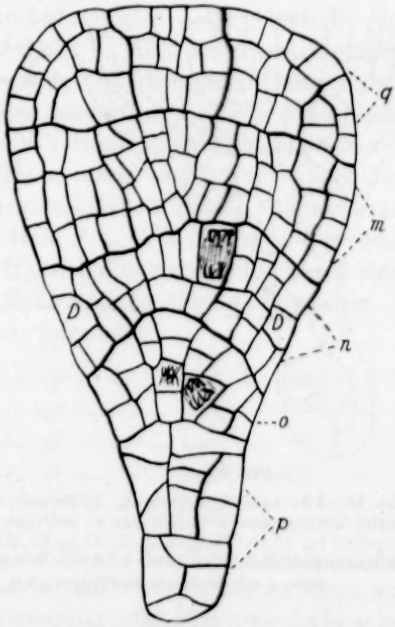


Abb. 39.

Abb. 36—39. *Anoda triangularis*. Die Etagen des Embryos werden ausgebaut. Aus *o* entsteht eine gewölbte Hypophyse, in 39 Beginn der Dermatogenspaltung von *n*.

hier ein Komplex von drei Zellen (zwei oben, eine unten) so abgeschnitten wird, daß er in die Mitte rückt, eine Tendenz, die auch später erkennbar

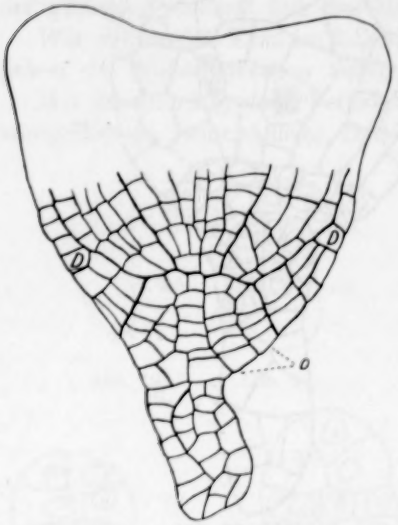


Abb. 40.

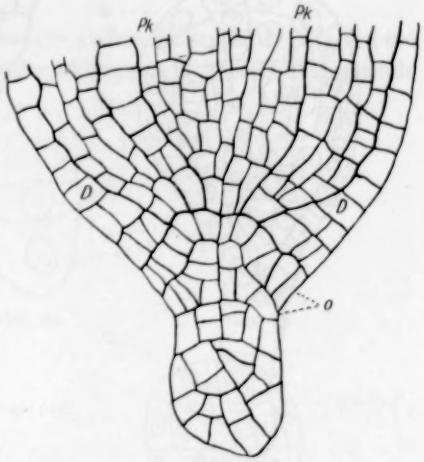


Abb. 41.

Abb. 42.

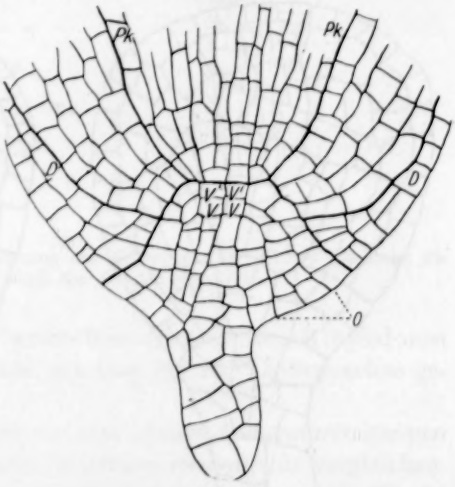


Abb. 43.

**Abb. 40—43.** ***Anoda triangularis.*** Differenzierung von Plerom, Periblem und Haube. Diese besitzt dermatogene Flanken aus *n*, und eine Kolumella aus *o* entstanden. Zuoberst von *o* entstehen in 40 zwei Zellen, die in 41 in die Mitte gerückt sind und sich quer spalten (*VV* = Verbindungszellen). In 43 hat sich die Wölbung abgeflacht, wobei seitlich der *VV*-Zellen aus *o* entstandene Dreiergruppen an den Periblemursprung rücken.

ist. In Abb. 38 beginnt im Abschnitt *n* die Aufspaltung des Dermatogens, in *o* (Abb. 39) die Zellanordnung zur späteren Kolumella. Beide Vor-

gänge sind in Abb. 40 beträchtlich fortgeschritten. Die Kopfzelle der mittleren Kolumellareihe hat sich achsenparallel gespalten und grenzt direkt an den Pleromursprung. Sie bildet die Mitte eines Bogens, der seitlich von den Dermatogenpaketen begrenzt wird. Abb. 41 zeigt noch eine symmetrische Anordnung in zwei Kolumellagruppen, wie sie STEFFEN forderte. Wir fanden sie nur in diesem Fall, sonst entsteht durch stärkere Breitenentwicklung und Längsteilung einer Initiale eine Mittelreihe, so auch in Abb. 43, die unserer Abb. 2 (GUTTENBERG 1948) für *Malva Alcea* sehr ähnelt. Abb. 41 und 42 zeigen noch deutlicher als jüngere Stadien, wie sich die seitlichen Teile der Urkolumella zu keilförmigen Paketen aufspalten und so den Anschluß an die außen angrenzenden Dermatogenpakete erlangen. Die ursprünglich obersten zwei Kolumellazellen haben sich in Abb. 42 und 43 quer geteilt, so daß eine deutliche Vierergruppe vorliegt.

Die erste Periblemanlage ist schon in Abb. 38 und 39 gut erkennbar; sie liegt hier noch deutlich *über* dem Abschnitt *o*. Da dieser sich mehr und mehr vorwölbt, rücken allmählich die Kopfzellen der seitlichen Urkolumellareihen (bzw. die obersten seitlichen Zellen der Hypophyse) *neben* die ersten Peribleminitialen und treten so an deren Stelle, wobei die beschriebene Vierergruppe den zentralen Abschluß bildet (Abb. 41 42). Diese entspricht der Zentralgruppe von *Helianthus*, die dort aber nur aus zwei bis drei *nebeneinanderliegenden* Zellen besteht (vgl. Abb. 6, 7, 8 usw.) und aus dem Abschnitt *n*, nicht aber aus *o* gebildet wurde. In beiden Fällen handelt es sich, was die spätere Entwicklung betrifft, um die von SOUÈGES als *iec* bezeichneten Zellen („Peribleminitialen"), die wir bei *Helianthus* als Verbindungszellen bezeichneten. Auch für die Seitenwurzel von *Althaea rosea* hatten wir solche Verbindungszellen in *zwei* Etagen gefunden (Abb. 3, $Z$, $Z_1$, GUTTENBERG, 1948), beim Keimling von *Malva Alcea* (l. c. Abb. 2) fehlte die Querteilung noch. In Abb. 42 ist die Hypophyse von *Anoda* noch stark gewölbt, in Abb. 43 wird sie oben flach und in Abb. 44 eingedellt.

Das Entwicklungsschema ist also folgendes:

$$
\begin{array}{lllllll}
Z & ca^1 & ca^2 & q^4 & q^8 & \text{———} & pco + pvt \\
 & cb^1 & m^1 & m^2 & m^4 & \text{———} & phy \\
 & & ci & n^1 & n^2 & \text{———} & iec \\
 & & & n'^1 & o^1 & \text{———} & icc + co \\
 & & & & p^1 & \text{———} & s
\end{array}
$$

Abb. 45 stellt die Verhältnisse an der Basis des fertigen Embryos dar. Wie bei *Helianthus* ist es infolge starker Zellvermehrung zu einer ausgiebigen Erstarkung unter querer Streckung aller Elemente (abgesehen vom Plerom) gekommen. Die Zellanordnung im Mittelteil der Haube wird, wie bei *Helianthus*, blasebalgartig. In der Haube ist die ursprüngliche

Grenze des Hypophysenanteils aus *o* und des dermatogenen Anteils aus *n* an einer scharfen Zackenlinie links und einem differenten Modus in der antiklinen Teilung noch zu erkennen. Der größte Teil der Haube nimmt also seinen Ursprung aus der Hypophyse und der alte Dermatogenursprung ist weit zur Seite gerückt. Einer sehr wesentlichen Veränderung begegnen wir im Bildungszentrum. Wir hatten hier vorher stets zwei

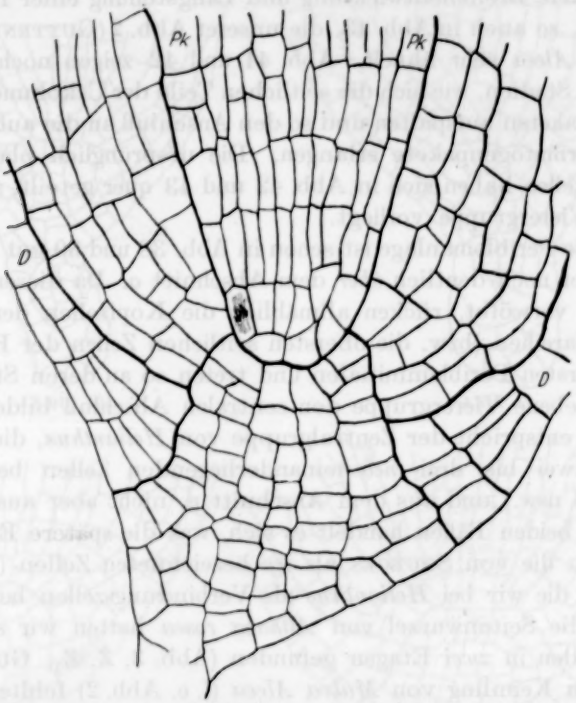


Abb. 44. *Anoda triangularis*. Die Ergänzung des Periblems erfolgt nur seitlich, die Verbindungszellen sind noch ungeteilt.

übereinanderliegende Zellenpaare (Verbindungszellen) gefunden, die zunächst keine Teilungsaktivität zeigten. Nun haben *sich die beiden unteren Zellen quer geteilt* und das bildet den Anfang der nun folgenden Entwicklung. Die Ergänzung des Periblems scheint hauptsächlich von den Flankenzellen des Hypophysenanteils auszugehen (vgl. dazu Abb. 43); hier liegt also zunächst ein Unterschied gegenüber *Helianthus* vor.

Wachsende Wurzeln von 1 cm Länge unterscheiden sich im Vegetationspunkt noch nicht vom ruhenden Embryo. Auch hier erfolgt die Verlängerung erst durch Streckung der rückwärtigen Zone. Abb. 46 zeigt die Verhältnisse einer 1,75 cm langen Wurzel. Der blasebalgartige Charakter der Kolumella ist infolge Streckung der Elemente verschwunden. Die Initialzone ist eingeebnet und hat sich durch Einschaltung

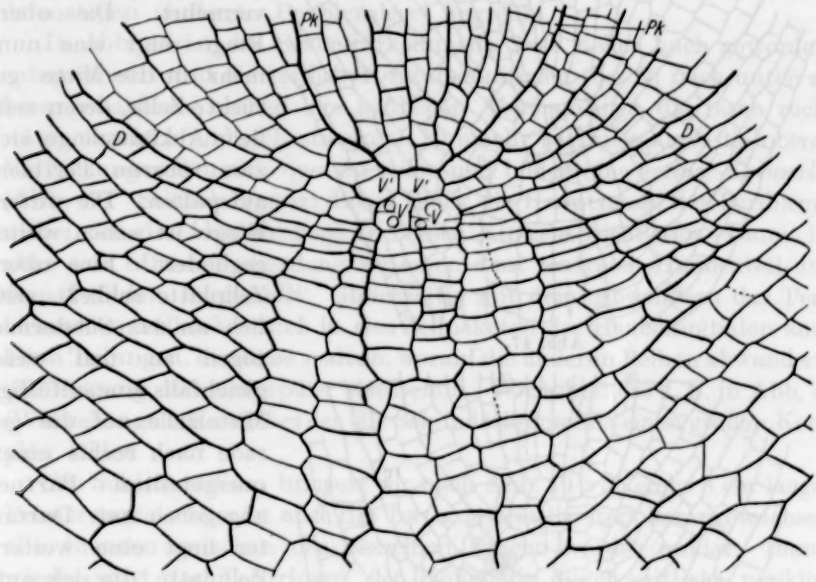


Abb. 45.

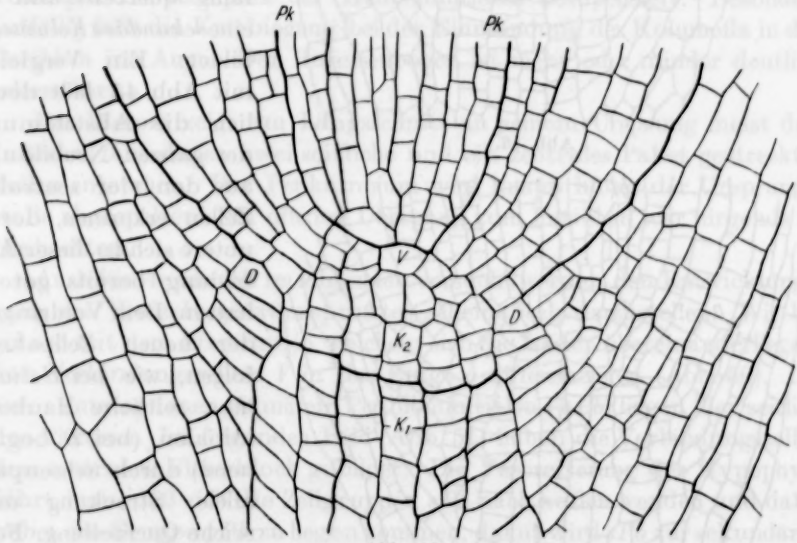


Abb. 46.

Abb. 45 u. 46. *Anoda triangularis.* Abb. 45 zeigt den Vegetationspunkt der ruhenden Primärwurzel des fertigen Embryos mit auffälliger Querstreckung. Die Zellen *VV* haben sich quer geteilt. Eine deutliche Grenzlinie trennt den mächtigen Hypophysenanteil der Haube von den seitlichen Dermatogenanteilen (*D*). Abb. 46 zeigt die Verhältnisse einer 1,75 cm langen Wurzel. Die unteren Verbindungszellen haben die Sekundärkolumella $K_2$ gebildet. Ihre seitlichen Reihen biegen in das Periblem aus. Oben ist die zentrale Verbindungszelle *Z* noch erhalten; sie hat seitlich einen Teil des Periblems geliefert.

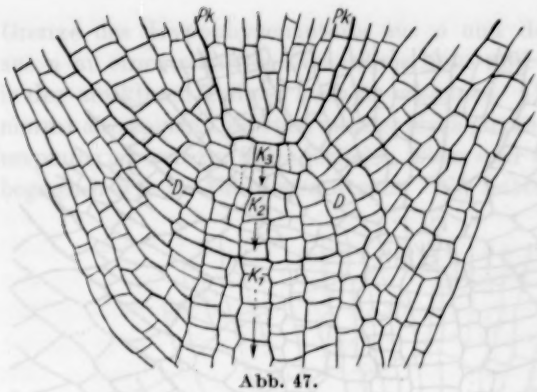


Abb. 47.

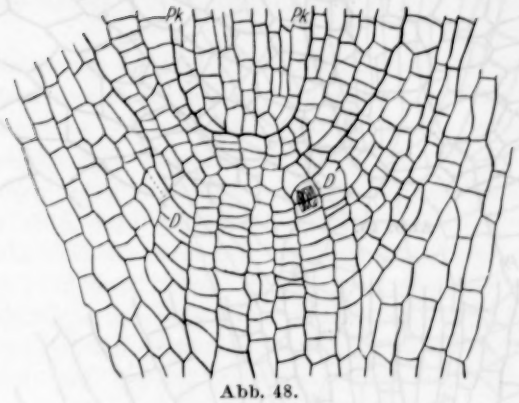


Abb. 48.

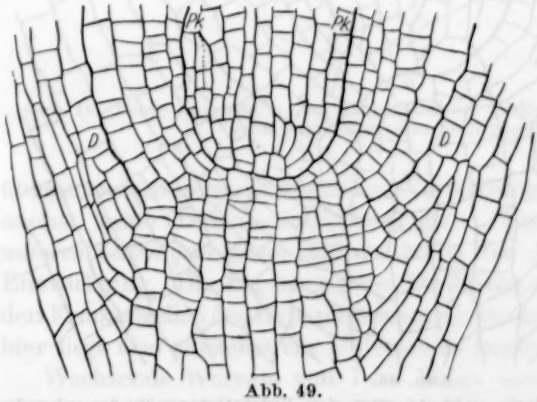


Abb. 49.

Abb. 47—49. *Anoda triangularis*. Wurzellänge 2,5, 5,5 und 8 cm. Auch die oberen Verbindungszellen haben sich quergeteilt und so die dritte Kolumellaetage $K_3$ gebildet. Seitlich der Kolumella schreitet die Verbindung vom Periblem zur Haube fort, sehr deutlich z. B. in 48 rechts (Mitose!) die Ergänzung von Subdermatogen, Dermatogen und Haubenflanke. In 49 ist die Bildung aufeinanderfolgender „Knie" gut zu erkennen.

achsenparalleler Wände vermehrt. Die obere Etage zeigt eine nunmehr in die Mitte gerückte Zelle, deren seitliche Abkömmlinge sich zum oberen Periblem aufspalten. Die untere Etage ist schon weiter gegliedert. Eine obere Zellplatte schließt seitlich an das Subdermatogen an und weist gleichfalls eine auffällige Mittelzelle auf, die gerade nach rechts einen quergeteilten Partner abgegeben hat. Darunter liegt eine weitere Zellplatte, die sich auffällig querteilt und so eine *sekundäre Kolumella* bildet. Ein Vergleich mit Abb. 45 läßt deutlich die Abstammung der ganzen Neubildung aus den vier zentralen Zellen erkennen, deren untere sich in dieser Abbildung bereits geteilt hatten. Dem Vordringen der neuen Zellpakete folgen, wie bei *Helianthus*, seitliche Haubeninitialen (bei *D* beginnend) durch achsenparallele Streckung und reiche Querteilung. Ferner sieht man in Abb. 46 besonders links deutlich, wie eine „Kniebildung" um die Haubeninitialen dadurch beginnt, daß die seitlichste untere

Verbindungszelle in einen Winkel an das auch hier einschichtige Subdermatogen (äußerste Periblemlage) angrenzt.

In Abb. 46 ist die Sekundärkolumella 3—4 Zellen hoch geworden, entsprechend sind die seitlichen Haubeninitialen (bei *D*) nach unten zu herangewachsen, ebenso ihre seitlichen Abkömmlinge, die rasch rückwärts wandern und sich strecken. Nunmehr beginnen auch die oberen Verbindungszellen sich quer zu teilen und bilden eine *tertiäre Kolumella* (Abb. 47). Seitlich ergänzt dieser Block die Hauptmasse des Periblems, wobei sich die Abkömmlinge in dessen Kurven orientieren. Damit ist aber eine offene Verbindung zwischen dem zentralen Haubenteil und dem Periblem hergestellt. Gleichzeitig mit dem Abwandern der Periblemzellen vollziehen sich in den Zellpaketen der Haubeninitialen antikline Teilungen, die diese spalten, worauf die äußeren Reihen abwandern, ein Vorgang, der sich später wiederholt. Wir sehen das z. B. in Abb. 48 (Wurzellänge 5,5 cm), bei der die Sekundärkolumella einen großen Komplex bildet.

Als Schlußstadium bringen wir noch Abb. 49 von einer 8 cm langen Primärwurzel. Hier ist auch die Tertiärkolumella stark herangewachsen, alle Grenzen zwischen den einzelnen Etagen werden unklar. Immer wieder wird das Vordringen der Kolumella durch seitliche perikline Teilungen im Komplex der Haubeninitialen kompensiert. Besonders auffällig fällt die Kniebiegung bei der Einmündung der Kolumella in das Periblem ins Auge. Der Hufeisenbogen ist mehr oder minder deutlich erkennbar.

Das Plerom zeigt am Längsschnitt an seinem Ursprung meist drei Initialen, aus denen zwei seitliche und ein zentrales Paket gestreckter Zellen entstehen. Das Perikambium wird knapp hinter der Ursprungsstelle abgespalten. Ein offener Übergang zum Periblem war nirgends zu beobachten.

Auch für *Anoda* soll im folgenden versucht werden, den Entwicklungsgang des Wurzelvegetationspunktes schematisch darzustellen. Wir beginnen mit dem Stadium, in welchem sich die beiden übereinanderliegenden Verbindungszellen *V* in der Etage *o* differenzieren (Abb. 50). Die aus *n* entstandenen primären Perible minitialen (*pPb*) liegen hier seitlich des Pleroms. Im folgenden Bild (Abb. 51) haben die Verbindungszellen den zentralen Viererblock gebildet. Die Verbreiterung der Hypophyse führt dazu, daß sich die Zellgruppen *sPb* nach außen wenden und dabei neben die Gruppe *pPb* zu liegen kommen, damit wird *sPb* zur sekundären Periblem initialgruppe. Unter dem Bogen $sPb—V_1V_2—sPb$ liegen jetzt in der Mitte die Urkolumellareihen und seitlich die Bogenreihen, die aus den Seitenteilen der Hypophyse entstanden sind. Das Dermatogen von *n* ist aufgespalten. In Abb. 52 sieht man die Bildung der Sekundärkolumella und das Entstehen der knieförmigen Bögen. Auch hier sind dafür die Kopfzellen der seitlichen Kolumellareihen verantwortlich. Die

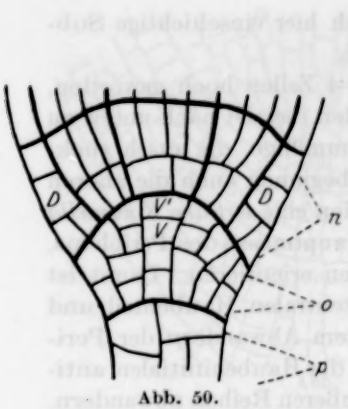


Abb. 50.

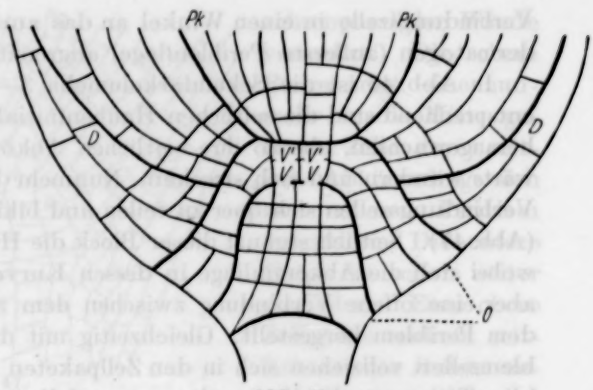


Abb. 51.

**Abb. 50 u. 51.** *Anoda triangularis.* Schematische Darstellung der Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes. In 50 sind durch Querteilung zwei *über*einanderliegende Verbindungszellen entstanden, die Dermatogenaufspaltung in *n* beginnt. Abb. 50 zeigt die zentrale Vierergruppe (*V V'*), die sich in *n* vorgewölbt hat, so daß die Zellen seitlich der Verbindungszellen an den Periblemanfang rücken.

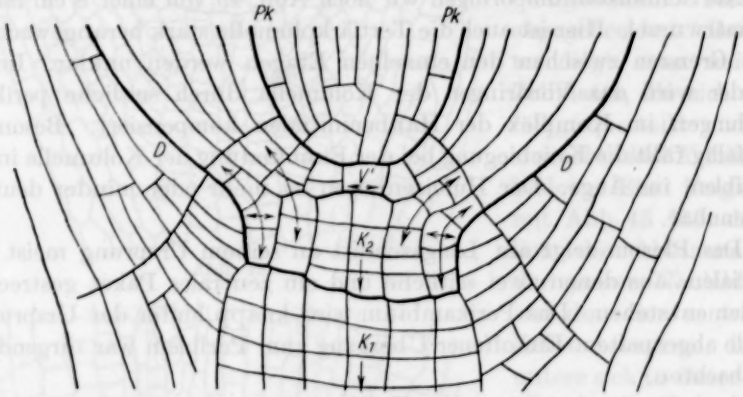


Abb. 52.

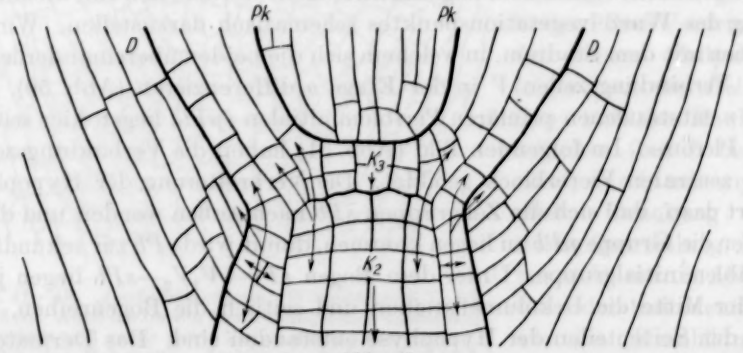


Abb. 53.

**Abb. 52 u. 53.** *Anoda triangularis.* Fortsetzung des Schemas. In 52 liefern die unteren Verbindungszellen $K_2$, in 53 die oberen zusätzlich $K_3$. Seitlich von *V* und *K* entwickeln sich die Bögen („Knie"), die die offene Verbindung zwischen Periblem und Haube samt Dermatogen herstellen.

Entwicklung verläuft etwas anders als bei *Helianthus*, doch im Einzelfall verschieden, so daß sich eine bestimmte Regel nicht aufstellen läßt. Entscheidend ist, daß auch die Kopfzellen sowohl das Periblem als auch die seitlichen Haubeninitialen und damit auch die Anschlußzellen für das Dermatogen bilden. Das letzte Bild (Abb. 53) zeigt die Entwicklung der oberen Verbindungszellenschicht zur tertiären Kolumella.

*b) Die Entwicklung des Sprosses bis zur Embryoreife.*

Am jungen noch keulenförmigen Embryo, bei dem die Pleromdifferenzierung beginnt, liegen an der Kuppe zwei einschichtige Zell-

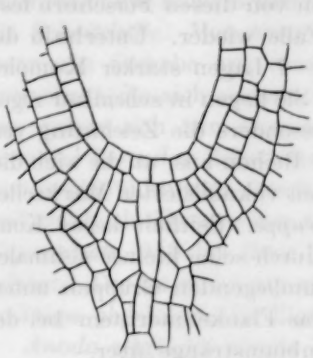

Abb. 54.

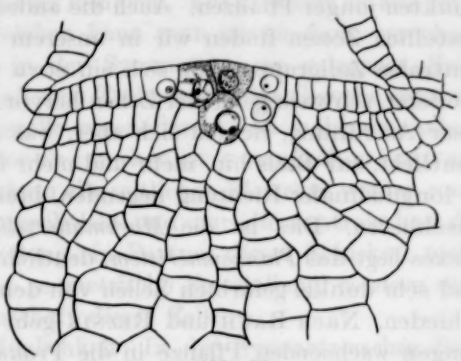

Abb. 55.

Abb. 54 u. 55. *Anoda triangularis*. Weitere Entwicklung des Sproßvegetationspunktes. 54 zeigt die erste perikline Teilung in der subdermatogenen Schicht im heranwachsenden Embryo. Im fertigen (Abb. 55) findet man die einschichtige Tunika, die von einer Scheitel- (oder Zentral-) Zelle ausgeht, darunter ein Korpus, das gleichfalls von einer Scheitelzelle ausgeht. Es gliedert sich in zentrale Markzellreihen und ein Flankenmeristem.

reihen (Abb. 39). Sie stammen von der keilförmigen Apikalzelle in Abb. 34 ab, die sich erst antiklin spaltet, worauf sich die Abkömmlinge periklin teilen. Den Vorgang beschrieb Souèges zuerst für *Myosotis hispida* (1921, 1923), später auch für *Geum urbanum* (1922a, 1923) u. a. Er bezeichnete die Ausgangszelle als *Epiphyse*. Diese wird bei *Geum* und *Erodium* (Astereentyp), aber auch z. B. bei *Trifolium* (Onagraceen- = Cruciferentyp) unmittelbar aus der Zelle *ca* gebildet, bei *Myosotis* (Chenopodiaceentyp), aber aus dem Abkömmling *l* von *ca*, ebenso bei *Sagina* (Caryophyllaceentyp [vgl. Schnarf (1929) und Johansen (1950)]. In allen diesen Fällen bildet die Epiphysenzelle nur den Vegetationspunkt, also später das Epikotyl, während sonst eine zentrale Zellgruppe entsteht, die sich seitlich verbreitert und dadurch auch an der Kotyledonenbildung beteiligt ist; so auch bei *Helianthus*. Es ist überraschend, daß alle Bearbeiter von Vegetationspunkten diesen Umstand bisher übersehen haben, so auch Miller und Wetmore (1945), die eine

Epiphyse für *Phlox* abbilden, wie sie schon früher Souèges (1939) für das verwandte *Polemonium* fand. Sie entsteht wie bei *Sagina* aus *l*, ebenso bei unserem Objekt und nach Souèges auch bei *Malva*.

Erst in Abb. 54 beginnen in der zweiten Außenlage perikline Teilungen. Von nun ab zeigen alle folgenden älteren Stadien nur *eine Tunikaschicht*.

Durch ihre verschiedene Färbbarkeit, Gestalt und Teilungsrichtung können in Abb. 55 im Vegetationspunkt deutlich vier Zellgruppen unterschieden werden. In der Apicalzone des Vegetationspunktes fallen drei große, sehr stark vakuolisierte Zellen auf. Sie entsprechen sicher den von Rauh und Reznik (1953) beobachteten *Zentralzellen* an Vegetationspunkten junger Pflanzen. Auch die anderen von diesen Forschern festgestellten Zonen finden wir in unserem Falle wieder. Unterhalb der zentralen Zellgruppe hebt sich ein etwa 6—7 Lagen starker Komplex größerer, schwach gefärbter Zellen hervor. Sie liegen in scheinbar regelloser Anordnung, richten sich aber, was besonders die Zeichnung verdeutlicht, zur Basis hin, mehr und mehr in Reihen aus, an die sich die, in longitudinaler Richtung liegenden, breiten vakuolisierten Markzellen anschließen. Dies ist die *Markmutterzellgruppe*. Seitlich dieses Komplexes liegt das *Flankenmeristem*, deutlich durch seine kleinen schmalen und sehr dunkel gefärbten Zellen von den umliegenden Gruppen unterschieden. Nach Rauh und Reznik geht das Flankenmeristem bei der jungen wachsenden Pflanze in die Prokambiumstränge über.

## IV. Diskussion.

Die vorliegenden Studien scheinen uns eine endgültige Lösung des Problems der Primärwurzelentwicklung von Dikotyledonen zu bringen. Das eingeschlagene Verfahren, nämlich die schrittweise Verfolgung der Teilungsvorgänge von den ersten embryonalen Teilungen an bis zur Embryoreife, und weiter in der heranwachsenden Wurzel von der Keimung bis zu einer Länge von etwa 10 cm, bewährte sich in ausgezeichneter Weise. Die schon für *Brassica* (1948) und neuerdings (1954) für *Allium* festgestellte Tatsache, daß Keimwurzeln, die schon 1—2 cm lang sind, ihren Vegetationspunkt unverändert erhalten und nur durch Streckung und Teilung rückwärtiger Zellen vorgeschoben werden, machte es zunächst verständlich, warum die Literatur so verschiedene Bilder bringt, und weshalb auch wir bei unserer ausführlichen Studie über *Helianthus* (1948) das Problem noch nicht ganz richtig erfaßten.

Unsere beiden Objekte zeigten neben einigen Verschiedenheiten im einzelnen den prinzipiell gleichen Entwicklungsgang. In einem gewissen Entwicklungsstadium des Embryos differenzieren sich, bei *Helianthus* aus dem Abschnitt *n*, bei *Anoda* aus dem Abschnitt *o* (bei *Malva rotundifolia* nach Souèges indessen aus *n*) einige im Bildungs-

zentrum liegende Zellen, an die oben das Plerom, unten die Kolumella angrenzt. Bei *Helianthus* findet man zunächst zwei *nebeneinander*-liegende Elemente, bei *Anoda* zwei Zellpaare, einen Viererblock bildend, *übereinander*. Es sind dies die Zellen, die SOUÈGES als *iec*, d. h. als Rinden- (Periblem-) Initialen bezeichnet hat. Bei *Helianthus* liegt schließlich die mittlere der drei Zellen zentral, es ist die Zelle, die wir 1948 „*Zentralzelle*" nannten. Sie ist von auffallender Größe und liefert zunächst (bis zur Embryoreife) durch Rechts-Linksteilung Segmente an das Periblem, verdient also zu dieser Zeit noch die Bezeichnung *iec*. Sie funktioniert nach dem gleichen Modus, wie die Periblem-Dermatogeninitiale der Gramineen (vgl. GUTTENBERG, HEYDEL und PANKOW, 1954), liefert aber nur äußeres und inneres Periblem. Für dieses ist sie also jetzt die *Scheitelzelle*. Von einer solchen kann man immer dann sprechen, wenn ein Gewebe aus einer in der Symmetrieachse gelegenen Zelle entspringt, die sich so teilt, daß eine Tochterzelle das Gewebe ergänzt, die andere sich zur Ausgangszelle regeneriert. Von mehreren *nebeneinander* liegenden Scheitelzellen zu sprechen ist, worauf schon SCHWENDENER (1879) hinwies, falsch; denn alle seitlichen Elemente werden nach und nach als Dauerzellen abgeschoben und nur die zentrale hat die Eigenschaft, daß bei ihrer Teilung ein Partner dieses Schicksal nicht erfährt. Das ist nicht nur eine geometrische Feststellung, sondern eine wichtige physiologische Eigenschaft dieser Zelle.

*Anoda* zeigt die zweite Möglichkeit: In der Symmetrieachse liegt die vertikale Zellwand des Viererblockes. Nun könnten beiderseits Abkömmlinge abgeschieden werden, während sich die Ausgangszellen regenerieren, doch tritt dies bis zur Embryoreife nicht ein, und später (vgl. Abb. 18) rücken bei den nun eintretenden achsenparallelen Teilungen zwei übereinanderliegende Zellen in die Mitte, wie wir dies schon 1948, Abb. 3, für *Malva Alcea* darstellten.

Die entscheidendste Veränderung tritt ein, wenn etwa zwei Tage nach der Keimung die *iec*-Zellen *sich quer* zu teilen beginnen. Sie bilden dadurch neue Kolumellablöcke, und zwar *Helianthus* einen, *Anoda* aus den zwei zentralen Lagen sogar zwei. Es gibt also eine *Sekundär-* und eine *Tertiärkolumella*. Seitlich bewirken oberste seitliche Hypophysenzellen durch rasch folgende Querteilungen die notwendige Verlängerung und den Anschluß an das Dermatogen und die von diesem gebildeten Haubenzellen. Es ist lehrreich, die Abbildungen unserer früheren Arbeiten damit zu vergleichen. Unsere zahlreichen Bilder von *Helianthus* (1948) zeigen, wie erst jetzt klar wird, verschiedene Altersstadien der wachsenden Wurzel. So finden wir besonders in Abb. 23, 24, 25 noch die Zentralzelle im fast embryonalen Zustand, Abb. 22, 27, 29 zeigt die erste Querteilung und Abb. 27 und besonders Abb. 26 das Entstehen der neuen Kolumella und die Kniebildung. Diese finden wir deutlich

auch bei *Tropaeolum* (Abb. 8), obwohl hier die erste Entwicklung ganz anders vor sich geht. Die Keimlinge von *Acer* und *Cucurbita* stimmen mit den neuen Befunden im Besitz einer Zentralzelle überein. Bei der letztgenannten Art vollzieht sich die Öffnung zwischen Kolumella und Periblem schon während der Embryonalentwicklung. Wir bringen das

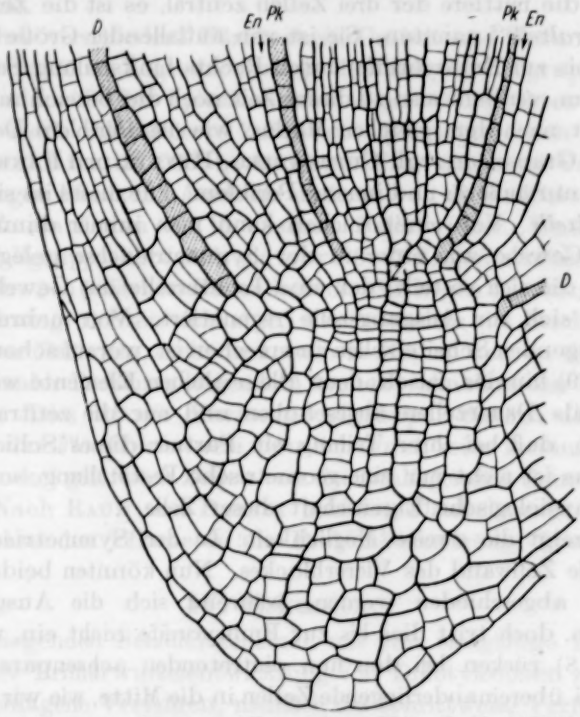


Abb. 56. *Cucurbita Pepo.* Genau medianer Längsschnitt durch die Wurzelanlage des fertigen Embryos. Die Kolumella besteht aus drei Etagen und setzt sich unmittelbar in das Plerom fort. Seitlich davon mehrfache „Kniebildung", die die gemeinsame Entwicklung im Außenmantel zeigt. *Z* zentrale Zellreihe und vermutliche Zentralzelle als Rest der früheren Verbindungszellen. Dermatogen *D* und Perikambium *Pk* schraffiert, *En* Endodermis.

Bild einer fertigen Keimwurzel (Abb. 56), das trotz seiner enormen Zellenzahl sehr klar ist. In der Mitte ist aus zwei übereinanderliegenden Zentralzellen (vgl. Guttenberg, 1948, Abb. 13, die einen jungen Embryo darstellt) nach querer Ausdehnung (achsenparalleler Teilung) eine quere Zellfläche entstanden, die in der Mitte neue Kolumellablöcke bildete. Sie biegen seitlich in das Periblem ein und ergänzen dieses; seine äußerste Lage zeigt wieder die Tendenz einschichtig zu bleiben. Sehr deutlich ist die Kniebildung, auch die hufeisenförmigen Bögen sind zu erkennen; es läßt sich sogar die ursprüngliche Zentralzelle (*Z*) als Kopf einer Kolumellareihe wiederfinden. Die Zellzüge des Pleroms harmonieren so

deutlich mit denen der Kolumella, daß eine Ergänzung des Pleroms von dieser aus sehr wahrscheinlich wird. Dafür spricht auch das Bild einer wachsenden Seitenwurzel (Abb. 19, 1948). Daß die Leguminosen gleichfalls diesem Typus folgen, obwohl hier im Embryo erst „Schlußzellen" auftreten, ergibt sich klar aus den Bildern von TIEGS (1913), NEUMANN (1939) und GUTTENBERG (1948). Abb. 13 von NEUMANN für *Mimosa* ist irrtümlich bezeichnet. Die Zelle $Z = Pl$ ist nur Pleromінitiale, $Z$ hat sich in die Kolumellaköpfe (*Co*) aufgeteilt. Ein offener Übergang zum Plerom ist auch hier so gut wie sicher (vgl. dazu die Abbildungen von *Lupinus* von NEUMANN und GUTTENBERG). Auch bei den Proteaceen finden wir mehr oder weniger deutlich die Kniebildung, also eine offene Verbindung zwischen Kolumella und Periblem, nur ist die Zone sehr schmal. Für die Cruciferen zeigten wir schon 1948, daß die Entwicklung des Vegetationspunktes erst längere Zeit nach der Keimung beginnt. Ältere Primärwurzeln unterscheiden sich von *Helianthus* nur dadurch, daß die eigentliche Kolumella von nur drei Reihen gebildet wird.

Allgemein bemerkenswert sind folgende Tatsachen. Erstens ist es völlig belanglos, aus welcher Etage des Embryos die *iec*-Zellen entstehen. Die heute übliche Typeneinteilung der Embryoentwicklung sagt histogenetisch gar nichts aus und wird dadurch *rein formal*. Zweitens ist auch die ursprüngliche Zellanordnung nicht dafür maßgeblich, wie sich der Wurzelvegetationspunkt später entwickelt. Den Ausgangspunkt kann eine Hypophyse bilden, aber auch Schlußzellen oder ein ungeordnetes Gewebe, wie bei *Tropaeolum*. Das geht aber noch weiter. Die in völlig anderer Weise aus dem Perikambium entstehenden Seiten- oder sproßbürtigen Wurzeln unterscheiden sich schließlich nicht mehr von der ausgewachsenen Primärwurzel; dafür bringen unsere früheren Studien deutliche Belege, überdies wollen wir die Frage noch gesondert untersuchen, um zu erfahren, durch welche Teilungsschritte die Seitenwurzeln ihre Endkonfiguration erreichen. Wir finden also den kürzlich (1954) ausgesprochenen Satz aufs deutlichste bestätigt: „Ganz offensichtlich ist der jeweilige *Lageort* dafür entscheidend, daß Zellteilungen in der Art und Weise auftreten, die notwendig ist, um die spätere Gliederung zu ermöglichen." Das wird auch durch die Resektionsversuche von CLOWES (1952) bestätigt.

Wir haben früher (1948) besonders für *Helianthus* ausgeführt, daß die Zentralzelle eine Art Scheitelzelle sei. Wir schlossen dies aus ihrer Fähigkeit, sich bald längs, bald quer zu teilen und damit Elemente für alle Histogene, abgesehen vom Plerom, zu liefern. Das Bild hat sich nun insofern verändert, als die zentrale Zelle zunächst nur die Scheitelzelle für das Periblem darstellt (achsenparallele Teilung), später aber eine initiale Platte bildet, die zentral die Kolumella ergänzt (quere Teilung), an den Seiten aber auch die seitlichen Haubeninitialen und

damit das Dermatogen erneuert und darüber das Periblem aufbaut. Abgesehen von den ältesten Teilungen der ganzen „Kappe", die das Plerom umfaßt, geht die ganze Neubildung ursprünglich auf die einzige zentrale Zelle zurück, die wir schon im jungen Embryo im Scheitel der Hypophyse antreffen. Nach unseren Querschnittsbildern (1948) müssen wir annehmen, daß es, wenigstens bei *Helianthus*, tatsächlich nur *eine* Zelle ist. Historisch betrachtet ist sie also eine Scheitelzelle. Die Existenz des Hufeisenbogens (*cup*) spricht indessen, wie wir schon früher annahmen, dafür, daß die spätere Ergänzung der Histogene im wesentlichen von diesem her erfolgt, und die Zentralzelle als Kopfzelle der ungeteilten mittelsten Kolumellareihe nurmehr diese ergänzt. Das schließt nicht aus, daß sie unter Umständen wieder in Funktion treten kann. Das könnte z. B. bei Beschädigungen zutreffen. Clowes (1952) gibt an, daß nach schrägem Abschneiden eines Teiles der Wurzelspitze von *Vicia Faba* die Zellergänzung knapp unter der Schnittfläche erfolgt, und glaubt damit ein Argument gegen die weitere Tätigkeit der Zentralzelle bei breiten Initialzonen zu finden. Betrachtet man aber seine Figur 4, so sieht man am Ende der innersten Periblemreihe *N* ein von anderen Zellen bogenförmig umrandetes großes Element, das durchaus einer aktiven Zentralzelle gleicht.

Clowes meint, daß das Verhalten der operierten Wurzeln mit der Auffassung von Brumfield (1943) unvereinbar sei. Dieser lehnte die „Histogentheorie" auf Grund von Versuchen ab, die im folgenden kurz geschildert seien. Keimwurzeln von *Crepis capillaris* und *Vicia Faba* wurden, zwei Millimeter lang, mit X-Strahlen behandelt und dann drei Wochen lang wachsen gelassen. Die Bestrahlung erzeugte Veränderungen der Chromosomen oder des Chromosomensatzes, vor allem Tetraploidie. Von dem Gedanken ausgehend, daß die Nachkommenschaft solcher Ausgangszellen denselben Karyotypus aufweisen müsse, prüfte Brumfield am Versuchsende an Querschnitten die vorkommenden Mitosen. Er fand, daß die veränderten Kerne in sektorial gelegenen Zellkeilen wieder aufzufinden sind; es liegen also gewissermaßen Sektorialchimären vor, und jeder Keil müßte von einer Ausgangszelle abstammen. Brumfield hielt drei solche Zellen für wahrscheinlich, konnte sie aber an Schnitten nicht auffinden. Clowes' Einspruch ist deshalb verfehlt, weil Brumfield *embryonale* Wurzeln bestrahlte, Clowes aber *wachsende* Wurzeln operierte. Wie wir jetzt wissen, ist deren Zellmuster verschieden. Dagegen harmonieren die Befunde von Brumfield bestens mit unserer Auffassung. Bei *Crepis*, die dem *Helianthus*-Typ folgt, sind es wohl die ersten Abkömmlinge der Zentralzelle des Periblems, die verändert werden. Daß das Verhalten aber auch für *Vicia* zutrifft, ist ein deutliches Argument dafür, daß hier trotz breiter Meristemzone, doch auch die mittelsten Zellen noch teilungsaktiv sind. Auch findet

sich bei BRUMFIELD (was er nicht erkannte) ein Beweis dafür, daß bei den Leguminosen auch das Plerom von einer gemeinsamen Initialzone abstammt; denn im Gegensatz zu *Senecio* verlaufen bei *Lupinus* die abweichenden Kernbilder auch quer durch den jungen Zentralzylinder.

Auch REEVE (1948) hielt die Ergebnisse BRUMFIELDS für unvereinbar mit unserer Auffassung (NEUMANN, 1939). Er übersieht aber, daß sein Objekt (Pisum) schon bei der Keimung eine breite Zone von Verbindungszellen („Transversalmeristem") besitzt.

Die Kritik STEFFENS (1952) scheint uns durch die vorliegende Arbeit entkräftet. Es muß aber dazu noch bemerkt werden, daß STEFFEN zu seiner abweichenden Auffassung durch die Wahl seines Objektes geführt wurde. Die Entwicklung der Wurzelhaube ist bei *Impatiens* noch am fertigen Embryo minimal, auch die „Periblemінitialen" (hier aus *o* = Hypophyse entstanden) teilen sich nur selten. Infolge der anfänglichen Quadrantenteilung liegen vier solche Zellen vor, im Längsschnitt zwei. Auch unsere Objekte zeigen erst diese Konfiguration, doch tritt infolge rascherer Teilung einer Seite bald die Bildung der Mittelzelle (= Zentralzelle) ein; wir möchten annehmen, daß dies auch bei *Impatiens* geschieht, sobald die Wurzel wächst, die *iec*-Zellen also mit der Produktion von Periblemzellen beginnen. Den Beginn dieses Vorganges erkennt man auch bei STEFFEN in Abb. 7, Teilfiguren 5—7. In den Beiwurzelbildern wird ein Zellenpaar, das die beiden nebeneinanderliegenden Periblеminitialen darstellen soll, sehr willkürlich durch Punktierung hervorgehoben. In Abb. 13,1 liegen am Periblemscheitel *drei* ungeteilte Zellen nebeneinander, in Abb. 13,2 sind es *fünf*, ebenso in einer Beiwurzel der Abb. 16. Es liegen also *ungerade* Zahlen vor, und die jeweilige Mittelzelle davon liegt ziemlich genau in der Längsachse der Wurzel, entspricht also unserer Zentralzelle; aber auch hier ist die Teilungsaktivität noch gering.

Es wäre noch zu begründen, warum wir die *iec*-Zellen neu als *Verbindungszellen* benannten. Wie aus der Arbeit hervorgeht, sind sie nur zu Anfang Periblеminitialen oder Scheitelzellen dieses Histogens. Später bilden sie durch ihre Abkömmlinge alle Gewebe bis auf das Plerom und manchmal wohl auch dieses; sie verbinden also sämtliche Histogene und verdienen so wohl den gewählten Namen. Es ergibt sich dabei eine vollkommene Parallele zu den Liliaceen (GUTTENBERG, HEYDEL und PANKOW 1954). Die Etage *m* bildet bei *Allium* die Verbindungszellen, die oben an das Plerom, unten an die Kolumella (aus *n* entstanden) grenzen. Diese wieder grenzt an primäre Periblеminitialen. Die Flanken der Haube werden durch schwache Aufspaltungen des ursprünglichen Dermatogens von *m* gebildet. Ihre obersten Zellen rücken auf die Höhe des Periblems, somit wird bei weiterer Entwicklung das Dermatogen von diesem ergänzt. Der Hypophysenabschnitt bildet die ganze Haube.

bis auf die wenigen bald abgestoßenen Abkömmlinge des primären Dermatogens, und zwar erfolgt die Ergänzung von den seitlichen Haubeninitialen aus, deren innerste Zellen die beiden Schenkel des Hufeisenbogens bilden; die eigentliche Kolumella entstammt der Bogenmitte, doch ergänzt diese auch das Plerom („initiales communes" von Treub, 1876). Entwicklungsgeschichtlich betrachtet ist also das Dermatogen der wachsenden *Allium*wurzel die gleiche innerste Schicht des Embryonaldermatogens, wie bei den Dikotylen. Die Schicht macht sich nur sehr früh selbständig, da außen nur ganz wenig Zellen aufliegen, die bald verlorengehen. Die ganze Haubenkappe ist Hypophysenprodukt. Das gilt schließlich auch für *Helianthus*; nur bricht die Haube hier nicht knapp hinter der Wurzelspitze ab, vielmehr bleibt ihre innerste Lage als endgültiges Dermatogen erhalten, ohne sich, wie bei *Allium*, in das Periblem einzufügen und so selbständig zu machen.

Schüepp (1926) hat an Wurzelspitzen Kern, Mantel und Kappe unterschieden. „Mantel und Kern können wir als Wurzelkörper zusammenfassen." Körper und Kappe unterscheiden sich durch die entgegengesetzten Richtungen der T-Teilungen, denn im Körper liegt der Querbalken des T vom Vegetationspunkt abgekehrt, in der Kappe diesem zugekehrt, d. h. im ersten Fall erfolgt die Aufspaltung von der Wurzelspitze weg, im anderen zu ihr hin. Andererseits zeigen unsere Untersuchungen, daß Mantel und Kappe eine entwicklungsgeschichtliche Einheit bilden, der Kern (das Plerom) meist eine andere. Es liegt also zunächst eine Zweiteilung in Mantel und Kern vor und die Kappe ist nur ein Teil des Mantels.

Unsere Schnitte ermöglichten auch Studien am Vegetationspunkt des Epikotyls, deren Ergebnisse wir früher kurz darstellten. Für die Tunika-Korpus-Theorie ist es zweifellos von Bedeutung, die Zellteilungsvorgänge kennenzulernen, die zur Ausgestaltung des späteren Vegetationskegels führen. Wir fanden, daß sich *Helianthus* und *Anoda* sehr verschieden verhalten. Beim ersten Objekt treten schon sehr frühzeitig, nämlich zur Zeit der Ausbildung der Kotyledonarhöcker, in der Scheitelmulde zwei Zellenlagen auf, die sich nur mehr antiklin teilen, also Tunikacharakter besitzen. Zu gleicher Zeit beginnen, unten anschließend, Zellgruppen sich unregelmäßig zu teilen. Alle Teilungen vermehren sich stark, sobald die Vorwölbung des Vegetationskegels beginnt. Im Korpusteil beginnt die erste Differenzierung in Flankenmeristem und Markmutterzellen, so daß ein etwas älteres Stadium schon dem Verhalten des späteren Vegetationspunktes entspricht.

*Anoda* zeigt in einem gewissen Entwicklungsstadium ein ähnliches Bild wie *Helianthus*. Doch treten später in der subdermatogenen Lage immer reichlicher, von der Mitte aus beginnend, perikline Teilungen auf, so daß nun als Tunika das Dermatogen übrig bleibt. Höchst auffällig ist dabei das Auftreten einer zentralen Gruppe großer vakuolenreicher

Zellen. Am Scheitel sind es meist zwei, richtiger wohl eine, die aber einen noch ähnlichen Partner abgegeben hat. Darunter liegt ein entsprechendes Element. Die ersten liefern das Dermatogen; ihre Abkömmlinge zeigen reiche antikline Teilung. Die untere teilt sich so, daß bogenförmige Zellkomplexe entstehen, die vor allem die Markmutterzellen liefern, aber auch die Ergänzung der Seitenteile des Korpus vornehmen. Nach ihrem cytologischen Charakter, ihrer Lage und ihrer Funktion, kann man beide beschriebenen Elemente als Scheitelzellen bezeichnen. Sie sind die Abkömmlinge der Epiphyse, die wir in einem früheren Abschnitt ausführlich besprachen. Die Epiphysenzelle (aus *l* von *q* entstanden) liefert hier also in zwei Etagen eine Tunikaschicht (das Dermatogen) und eine Bildungszelle für das Korpus, so daß eine zweite Tunikaschicht nicht entstehen kann; *l* erzeugt die Kotyledonen und ergänzt das Korpus. Rauh und Reznik zeigten, daß auch da, wo der Embryo keine typische Epiphyse besitzt, im Scheitelpunkt junger Epikotyle schwach färbbare Zellen mit großen stark vakuolisierten Kernen auftreten, die der „apikalen Spitzenzellgruppe" der Koniferen entsprechen. Sie nannten sie *Zentralzellen* (Compositen, *Jasione*). Hier sind die Zellen aber lange nicht so auffällig, bei *Helianthus* z. B. von den Nachbarzellen kaum verschieden. Die Autoren weisen darauf hin, daß diese Zentralzellen wenig teilungsaktiv sind, die Hauptzellteilung findet seitlich von ihnen statt. Sie dienen aber der Restitution des Vegetationspunktes, wenn ein Teil davon zur Primordienbildung verbraucht wurde.

Hier ergibt sich eine überraschende Parallelität zwischen diesen „Zentralzellen" des Sprosses und der „Zentralzelle", wie wir sie an wachsenden Wurzeln fanden. In beiden Fällen schwache Färbbarkeit, Vakuolisierung, schwache Teilungsbereitschaft, genau zentrale Lage. Und entsprechend wie Rauh und Reznik kamen wir zu der Auffassung, daß hier ein „ruhender Punkt" vorliegt, den man vielleicht besser eine „schlummernde Zellreserve" nennen könnte, die dann aktiviert wird, wenn die Umstände es erfordern.

## Zusammenfassung.

1. Die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes von *Helianthus annuus* und *Anoda triangularis* wurde von seiner embryonalen Anlage an bis zu seinem Verhalten in etwa eine Woche alten Wurzeln Schritt für Schritt verfolgt.

2. Die beiden Objekte verhalten sich im Prinzip gleich, wenn auch im einzelnen nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten auftreten. Hier soll nur das Ergebnis für *Helianthus* mitgeteilt werden.

3. Im Embryo differenziert sich am Längsschnitt zwischen Plerom und Hypophyse ein Zellenpaar, das wir Verbindungszellen nennen und das den „Rindeninitialen (*iec*)" von Souèges entspricht.

4. Im fertigen Embryo ist eine dieser Zellen in die Mitte gerückt und bildet jetzt eine Zentralzelle, die durch Rechts-Linksteilung (antiklin) das Periblem ergänzt, somit eine Scheitelzelle für dieses Histogen darstellt.

5. Die ersten Tage nach der Keimung wird der Wurzelvegetationspunkt ausschließlich durch Streckung der rückwärtigen Zone vorgetrieben.

6. Erst nach etwa drei Tagen beginnt der Vegetationspunkt mit erneuter und völlig abweichender Teilung.

7. Aus den Verbindungszellen wird durch quere (perikline) Teilung in der Mitte eine Sekundärkolumella gebildet.

8. An den Seiten liegen die Angelpunkte für die weitere Entwicklung. Seitliche Abkömmlinge der Zentralzelle teilen sich so, daß ihre Deszendenten seitlich sowohl das Periblem als auch das Dermokalyptrogen ergänzen, zur Spitze überdies weitere Kolumellazellen liefern. Es entstehen so knieförmige Bögen innerhalb welcher eine offene Verbindung zwischen Haube und Periblem vorliegt.

9. Abgesehen vom Plerom (Kern), das hier selbständige Initialen besitzt, wird also die Ergänzung des ganzen Mantels (Periblem, Dermokalyptrogen und Haube) von den Verbindungszellen bewirkt, die ihrerseits auf die *eine* Zentralzelle zurückgehen. Diese ist somit das Ausgangszentrum der Mantelbildung.

10. Bei manchen Pflanzen (z. B. Cucurbitaceen) ergänzen die Verbindungszellen auch das Plerom.

## Literatur

Brumfield, R. T.: Amer. J. Bot. **30** (1943). — Carano, E.: Ann. di Bot. **13** (1915). — Clowes, F. A. L.: New Phytologist **49** (1950); **52** (1953). — Eriksson, J.: Jb. wiss. Bot. **11** (1878). — Flahault, Ch.: Ann. Sci. nat. Bot. **1878**, 6. — Guttenberg, H. v.: Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 8, Abt. II, Teil 3. Berlin 1940. — Planta (Berl.) **35** (1948). — Guttenberg, H. v., H. R. Heydel u. H. Pankow: Flora (Jena) **141** (1954). — Janczewski, E. de: Ann. Sci. nat. Bot. **1874**, 20. — Johansen, D. A.: Plant Embryology. Waltham, Mass. U.S.A. 1950. — Miller, H. A., and R. H. Wetmore: Amer. J. Bot. **32** (1945). — Rauh, W., u. H. Reznik: Beitr. Biol. Planz. **29** (1953). — Reeve, R. M.: Amer. J. Bot. **35** (1948). — Reinke, J.: Bot. Abh. **3** (Bonn 1871). — Schade, Ch., u. H. v. Guttenberg: Planta (Berl.) **40** (1951). — Schnarf, K.: Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 2, Teil 2. Berlin 1929. — Schüepp, O.: Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 4, Liefg 16. 1926. — Schwendener, S.: Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1879**. — Souèges, R.: C. r. Acad. Sci. Paris **171** (1920); **173** (1921); **174** (1922a); **175** (1922b) — Bull. Soc. bot. France **70** (1923); **86** (1939). — Steffen, K.: Flora (Jena) **139** (1952). — Tiegs, E.: Jb. wiss. Bot. **52** (1913). — Treub, M.: Musée Bot. de Leide, Vol. 2. 1876. — Troll, W., u. W. Rauh: Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **1950**.

Prof. Dr. H. v. Guttenberg,
Rostock, Botan. Inst. d. Univ., Doberanerstr. 143.

Planta, Bd. 46, S. 223—226 (1955).

# ÜBER DEN FEINBAU DER HAARE EINIGER *ERIOPHYES*-GALLEN.

Von

K. Freytag.

*(Eingegangen am 21. Juni 1955.)*

Haarbildungen sind charakteristisch für eine Reihe von Pflanzengallen. Die Vielfalt ihrer Formen, welche sie unter der Wirkung des Gallinsekts annehmen können, wurde schon mehrfach von den Botanikern studiert. Ihre Ergebnisse wurden von Küster (1911, 1925, 1930) zusammengefaßt. Den submikroskopischen Bau der Zellwände jener Haare, ermittelt aus ihrer Polarisationsoptik, zu erforschen ist das Ziel eigener Untersuchungen (Freytag 1955), aus deren Verlauf nun weitere neue Ergebnisse vorgelegt werden können.

## *1. Gallen von Eriophyes padi auf Prunus padus.*

Die Milbe *Eriophyes padi* Nal. erzeugt auf den Blättern von *Prunus padus* Beutelgallen in der Größe mehrerer Millimeter. Der auf der Blattunterseite gelegene Eingang in die Galle und die Innenseite der jungen Galle ist stark behaart, ältere Gallen zeigen nur in ihrem untersten Teil noch Behaarung (Frank 1881). Küster (1911) beschrieb 2 Arten von Haaren, dicke, eiweißreiche Nährhaare im Lumen der Galle und „krause Haare", welche miteinander verflochten den Galleneingang verschließen. Betrachtet man Längsschnitte durch solche Gallen mit dem Polarisationsmikroskop, so stellt man sofort fest, daß der den Gallenausgang verschließende Haarfilz wohl aus Haaren mit annähernd gleichem Habitus besteht, sein Verhalten im polarisierten Licht jedoch keineswegs einheitlich ist. Vielmehr stehen am Rande des Filzes Haare, die im polarisierten Licht stark aufleuchten, während die weiter innen stehenden Trichome nur eine schwache Doppelbrechung zeigen. Nach Einschalten der Gipsplatte Rot I. O. erkennt man, daß die senkrecht zum Lichteinfall stehenden Haarwände („Membranaufsicht") ein verschiedenes Vorzeichen besitzen, die peripheren Trichome erscheinen nämlich stark positiv doppelbrechend (Gangunterschied 750—1500 Å), die dem Galleneingang näher stehenden Haare negativ in bezug auf die Haarachse (Gangunterschied 200—350 Å). Mitunter stehen neben „positiven" Haaren solche mit optisch negativer Membranaufsicht, „negative" Haare außerhalb des Ringes mit „positiven" Haaren habe ich jedoch nie finden können. Der Ring „positiver" Haare ist auch keineswegs stets gleich dick, die Zahl der „positiven" Haare und damit die Breite des Ringes wechselt vielmehr in einem Präparat bei derselben Galle ganz erheblich. Man wird beim Betrachten eines Blattstückchens

mit der Öffnung der Galle nach oben im polarisierten Licht lebhaft an ein sog. Gradientenmuster (BÜNNING 1953, 204) erinnert.

Schräg angeschnittene Haare gestatten die Beobachtung nur einer Zellwand, sie läßt schiefe Auslöschung erkennen. Demnach laufen die Zellulosemicellen innerhalb der Zellwand schraubig, und zwar in der dem Betrachter zugekehrten Wand von links unten nach rechts oben, d. h. die Schraube ist also linksläufig.

Im optischen Längsschnitt durch die Haarwand liegt bei allen Haaren die Richtung des größeren Brechungsindex parallel zur Haarachse, das Vorzeichen des Längsschnittes ist also *stets* positiv.

In den Haaren mit optisch positiver Membranaufsicht verläuft die Schraubung sehr steil, die Micellen bilden einen Winkel von 10—15° mit der Längsachse des Haares. Die „optisch negativen" Haare dagegen besitzen nur eine flache Schraubung ihrer Zellwand. Demgemäß ist auch die Doppelbrechung des optischen Längsschnittes der beiden Haartypen verschieden stark, der steilen Schraube entspricht ein großer Gangunterschied, der flachen Schraube ein geringer, wie man in jedem Präparat feststellen kann.

Die Blattoberseite trägt in der Gegend der Galle manchmal auch einige Haare, diese gehören aber stets dem Typus mit negativer Membranaufsicht an. Auch die dicken Nährhaare der Galle besitzen Membranen mit negativem Vorzeichen der Doppelbrechung.

Am *gesunden* Blatt der Wirtspflanze lassen sich nur selten Haare finden, lediglich die Epidermis des Blattstiels ist regelmäßig behaart. Im Vergleich zu den Gallbildungen sind diese jedoch kürzer, ihre Länge beträgt nur die Hälfte bis $^1/_5$ von der Länge der Trichome, die der Galle ansitzen. Das Vorzeichen der Membranaufsicht von den Haaren an gesunden Blatteilen ist *stets* negativ.

Erwähnenswert scheint mir noch ein Fall, wo auf der Blattunterseite ein Feld von Haaren mit positiver Membranaufsicht stand. Negativ doppelbrechende Haare fanden sich nicht darunter. Auch die Oberseite des Blattes trug an dieser Stelle einige Haare, die jedoch ausnahmslos optisch negative Haarwände darboten. Das Blatt war an dieser Stelle nicht aufgewölbt. Es dürfte sich hierbei um eine in sehr frühem Stadium stehengebliebene *Eriophyes*-Galle handeln.

Zweifellos muß den Blattepidermiszellen eine Potenz zur Bildung von Haaren innewohnen. Das Merkwürdige daran ist aber, daß die von den Wirkstoffen der Gallmilbe induzierten Haare nicht einfach vergrößerte Nachbildungen der Haare an gesunden Blatteilen darstellen, sondern daß bei den peripheren Haaren eine neue Zellwandtextur auftritt, die man bei den normalen Haaren von *Pr. padus* nicht antrifft. Es liegt nahe zu untersuchen, ob die Änderung des optischen Vorzeichens vielleicht nur eine Folge des gesteigerten Längenwachstums der Haare ist. So hat sich z. B. bei den Tracheiden einiger Koniferen eine gewisse

Abhängigkeit der Steilheit der Schraubung in der Zellwand von der Länge der Zelle nachweisen lassen (zit. nach PRESTON 1952).

Wenngleich die Beobachtung eine solche Beziehung zu bestätigen scheint — die Haare in der Nähe des Galleneingangs sind viel länger als die am Rande des Haarfeldes stehenden — so geht doch aus Messungen an Schnitten hervor, daß eine direkte Abhängigkeit des optischen *Vorzeichens* von der Zellänge nicht besteht (Tabelle 1; FREYTAG 1954).

Tabelle 1. *Länge der Haare in Mikra (A) und Vorzeichen der Doppelbrechung (B) gemessen in 3 Schnitten.*

| 1. Schnitt | | 2. Schnitt | | 3. Schnitt | |
|---|---|---|---|---|---|
| A | B | A | B | A | B |
| 63 | + | 81 | + | 180 | + |
| 81 | + | 90 | + | 162 | + |
| 63 | — | 54 | — | 126 | + |
| 72 | — | 72 | — | 180 | — |
| 63 | — | 54 | — | 150 | — |
| 81 | — | 58 | — | 235 | — |
| 55 | — | 63 | — | 340 | — |
| 90 | + | 72 | — | 190 | — |
| 72 | + | 63 | — | 144 | — |
| 81 | + | 80 | + | 106 | — |
| | | 68 | + | 108 | + |
| | | 90 | + | 93 | + |
| | | 61 | + | | |

Die Messung der Haarbreite und der jeweils dazugehörigen Haarwanddicke (Tabelle 2) läßt erkennen, daß die „positiven" Haare dickere Membranen besitzen. Bezieht man die Wanddicke auf eine bestimmte Haarbreite, in diesem Falle 10 $\mu$, so stellt man fest, daß bei den „negativen" Haaren zwar niedrigere Werte als bei den „positiven" vorkommen, der Umschlag des Vorzeichens aber nicht von einem bestimmten Verhältnis von Membrandicke zu Haarbreite ab erfolgt. Man wird daher annehmen müssen, daß die Bildung der Zellwandtextur in diesem Falle weitgehend unabhängig von der Zellform vonstatten geht.

Tabelle 2. *Haarbreite und Zellwanddicke in Mikra, gemessen an der Grenze zwischen 1. und 2. Drittel der Haarlänge. Spalte C: Haarwanddicken auf die Zellbreite von 10 $\mu$ bezogen, nach der Größe geordnet (abgerundet).*
\+ „positive", — „negative" Haare.

| Breite | | Wanddicke | | C | |
|---|---|---|---|---|---|
| + | — | + | — | + | — |
| | 15 | | 3,0 | | 1,1 |
| 16 | 16 | 4,3 | 2,7 | | 1,2 |
| 19 | 19 | 5,4 | 2,7 | | 1,3 |
| 22 | | 3,4 | | | 1,4 |
| 23 | | 4,5 | | 1,5 | |
| 24 | 24 | 6,7 | 2,7 | 1,6 | |
| 25 | | 4,0 | | | 1,7 |
| 26 | 26 | 4,0 | 3,2 | | 1,8 |
| | 27 | | 4,9 | 1,9 | 1,9 |
| 28 | 28 | 5,4 | 4,0 | 2,0 | 2,0 |
| | 30 | | 3,8 | 2,7 | |
| | 33 | | 5,5 | 2,8 | |
| | | | | 2,9 | |

Zum Vergleich seien weitere *Eriophyes*-Gallen an der Linde herangezogen.

### 2. *Filzgallen von Eriophyes tiliae liosoma.*

Es lag nahe, die Filzgallen der Milbe *Eriophyes tiliae liosoma* NAL. auf *Tilia platyphyllos* auf ähnliche Verhältnisse zu untersuchen. In den verhältnismäßig großen Arealen stehen die etwas spiralig gedrehten Haare sehr dicht, alle Haare erscheinen im polarisierten Licht *einheitlich positiv* doppelbrechend. Lediglich an der abgerundeten Spitze der Haare erkennt man häufig eine begrenzte Stelle mit negativem Vor-

zeichen, was auf eine starke Verflachung der Micellschraubung in der Haarspitze hindeutet. Ähnliches beobachtet man in der Gegend der Querwände mehrzelliger Haare von *Lamium* (Freytag 1954).

*3. Beutelgallen von Eriophyes tiliae typicus.*

Im Innern der Beutelgallen von *Eriophyes tiliae typicus* Nal. auf Blättern von *Tilia platyphyllos* finden sich ebenfalls „optisch positive" Haare, deren Zellwände Schraubenstruktur besitzen. Der Steigungswinkel der Schraube ist bei den einzelnen Haaren verschieden, er liegt zwischen 60 und 80°. Im Gallenhals dagegen stehen Haare mit viel schwächer doppelbrechenden Membranen mit zum Teil positivem, zum Teil negativem Vorzeichen (mit der Gipsplatte Rot I. O. gerade noch zu erkennen). Rund um den Galleneingang finden sich auf der Blattunterseite einzelne mehrzellige Haare mit 3 Spitzen, deren Wände stark positiv doppelbrechend erscheinen, daneben aber ein dichter Filz kleiner, dünnwandiger Trichome. Das Vorzeichen der Membranaufsicht letzterer ist teils positiv, teils negativ, der Gangunterschied ist jedoch so klein, daß auch die $\lambda/4$-Glimmerplatte bei vielen Haaren die Richtung des größeren Brechungsindex nicht erkennen läßt (statistische Isotropie). Offensichtlich sind hier die Verhältnisse gerade umgekehrt als bei der Galle von *Eriophyes padi*, wenn auch weit weniger klar.

*Zusammenfassung.*

Das Haarfeld am Eingang der Galle von *Eriophyes padi* ähnelt einem Gradientenmuster, am Rande stehen unregelmäßig verteilt Haare mit steiler Schraubenstruktur der Zellwände (positive Doppelbrechung der Membranaufsichten), im Innern solche mit flacher Schraubentextur (negative Doppelbrechung). Messungen der Haarlänge, -breite und Wanddicke ergaben, daß die Ausbildung der Membrantextur weitgehend unabhängig von der Zellform erfolgt. Die Haare der Filzgalle von *Eriophyes tiliae liosoma* sind einheitlich gebaut, bei Gallen von *E. tiliae typicus* stehen die Haare mit positivem Vorzeichen der Zellwandaufsicht im Innern, solche mit negativer oder isotroper Wand im Gallenhals.

## Literatur.

Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen, 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — Frank, B.: Die Pflanzenkrankheiten. In Schenks Handbuch der Botanik, Bd. 1. 1881. — Freytag, K.: Zum Feinbau kutinisierter Zellwände, Studien an Haaren in Gallen von *Pemphigus bursarius* L. Ber. oberhess. Ges. Natur- u. Heilkde, Naturwiss. Abt., N. F. **26** (1955). — Der submikroskopische Bau der Deckhaare von *Lamium galeobdolon* Crantz. Protoplasma (Wien) **43**, 253 (1954). — Küster, E.: Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911. — Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. Jena 1925. — Anatomie der Gallen. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. V/1. Berlin 1930. — Preston, R. D.: The molecular architecture of plant cell walls. London 1952. — Ross, H.: Die Pflanzengallen Mittel- und Nordeuropas. Jena 1927.

Dr. K. Freytag, Münchholzhausen, Krs. Wetzlar a. d. Lahn.

# Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Namen von Zwillingsautoren werden im Text der Verdeutlichung wegen durch „u." statt durch „und" verbunden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).


## Grundriß der Mikrobiologie

Von Dr. **August Rippel-Baldes**, o. Professor an der Universität, Göttingen. Dritte Auflage. Mit 160 Abbildungen. VI, 418 Seiten Gr.-8°. 1955. Ganzleinen DM 45.—

Inhaltsübersicht: **Allgemeines:** Umgrenzung des Gebietes. Geschichtliches. Kultur- und Erkennungsverfahren. — **Der Bau der Zelle:** Form und Größe der Zelle. Bau der Zelle und des Zellverbandes. Entwicklung der Zelle und des Zellverbandes. Systematische Übersicht. — **Baustoffwechsel:** Allgemeines. Mineralstoffe. Kohlenstoff. Stickstoffernährung. Organische Wirkstoffe. Allgemeine äußere Bedingungen. Ertragsgesetz. Förderung durch stoffwechselfremde Stoffe. Nahrung und Gift. Gifte und Desinfektion. — **Betriebsstoffwechsel:** Allgemeines. Enzyme. Sauerstoff- und Wasserstoffaktivierung. Aerobe Atmung. Anaerobe Atmung. Abbau der Stickstoffverbindungen. — **Abbau und Synthese.** — **Die Stellung der Mikroorganismen in der Natur:** Allgemeines über Zahl und Vorkommen. Verbreitung der Mikroorganismen. Zusammenleben der Organismen: Kreislauf der Stoffe. Metabiose und Teilkreisläufe. Epiphytismus und Symbiose. Mikroorganismen und Mensch. Der Parasitismus. Rückblick auf Symbiose und Parasitismus. — Hinweise auf zusammenfassende Literatur. — Sachverzeichnis.

**SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG**

# Handbuch der Pflanzenphysiologie
# Encyclopedia of Plant Physiology

Herausgegeben von **W. Ruhland**, Unterdeufstetten. Coeditores: E. Ashby, Belfast, J. Bonner, Pasadena, M. Geiger-Huber, Basel, W. O. James, Oxford, A. Lang, Los Angeles, D. Müller, Kopenhagen, M. G. Stålfelt, Stockholm.
In 18 Bänden. Jeder Band ist einzeln käuflich.

*Im Herbst 1955 wird erscheinen:*

## Teil I: Allgemeine Grundlagen

Erster Band: **Genetische Grundlagen physiologischer Vorgänge. Konstitution der Pflanzenzelle**

Bearbeitet von D. G. Catcheside, M. Cohen, H. Drawert, K. Egle, L. von Erichsen, L. Geitler, S. Granick, C. Harte, P. J. Kramer, A. Pisek, R. D. Preston, M. M. Rhoades, W. Seifriz†, J. A. Serra, K. Steffen, E. Treiber, F. W. Went, S. G. Wildman. Redigiert von **H. Ullrich** und **H. J. Bogen.** Mit 276 Abbildungen. Etwa 780 Seiten Gr.-8°. 1955.

**Bei Vorausbestellung bis zum Erscheinen Ganzleinen DM 128.—**
Endgültiger Ladenpreis nach Erscheinen Ganzleinen DM 160.—

Bei Verpflichtung zur Abnahme des Gesamtwerkes gilt der Vorbestellpreis auch nach Erscheinen des 1. Bandes weiter als Subskriptionspreis.

Inhaltsübersicht: I. **Genetische Grundlagen physiologischer Vorgänge.** The physiology of gene action. By D. G. Catcheside, Adelaide, Australia. — Interaction of genic and non-genic hereditary units and the physiology of non-genic inheritance. By M. M. Rhoades, Urbana, USA. — Physiological variability in connection with experimental procedures and reproducibility. By F. W. Went, Pasadena, Cal., USA. — Variabilität und statistische Behandlung physiologischer Experimente. Von C. Harte, Köln. — II. **Die Strukturen der Zelle und ihre chemische und physikalische Konstitution.** Normale und pathologische Anatomie der Zelle. Von L. Geitler, Wien. — Das Wasser, seine physikalischen und chemischen Eigenschaften unter besonderer Berücksichtigung seiner physiologischen Bedeutung. Von L. von Erichsen, Bonn. — Water content and water turnover in plant cells. Bound water. By P. J. Kramer, Durham, USA. — The chemistry of plant cytoplasm. By S. G. Wildman and M. Cohen, Los Angeles, USA. — Microscopic and submicroscopic structure of cytoplasm. The physical chemistry of cytoplasm. Pathology. By W. Seifriz†, Philadelphia, USA. — Einschlüsse. Von K. Steffen, Marburg/Lahn. — Chemistry of the nucleus. Fine structure of the nucleus. Physical chemistry of the nucleus. By J. A. Serra, Lissabon, Portugal. — Plastic structure, development and inheritance. By S. Granick, New York, USA. — Die Farbstoffe. Von K. Egle, Hamburg. — Chondriosomen und Mikrosomen (Sphärosomen). Von K. Steffen, Marburg/Lahn. — Chemie des Zellsaftes. Von A. Pisek, Innsbruck. — Der $p_H$-Wert des Zellsaftes. Von H. Drawert, Berlin-Dahlem. — Physical chemistry of the vacuoles. By P. J. Kramer, Durham, USA. — Die Entstehung der Vacuolen. Von H. Drawert, Berlin-Dahlem. — Die Chemie der Zellwand. Von E. Treiber, Stockholm, Schweden. — Microscopic structures of plant cell walls. The submicroscopic structure of plant cell walls. Mechanical properties of the cell wall. By R. D. Preston, Leeds, Great Britain.

Folgende Bände befinden sich in Vorbereitung:

Teil I. **Allgemeine Grundlagen.**

Band 2: Allgemeine Physiologie der Pflanzenzelle.

Teil II. **Stoff- und Energiewechsel.**

Band 3: Pflanze und Wasser. — Band 4: Die mineralische Ernährung der Pflanze. — Band 5: Die $CO_2$-Assimilation. — Band 6: Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. — Band 7: Stoffwechselphysiologie der Fette und fettähnlicher Stoffe. — Band 8: Der Stickstoff-Umsatz. — Band 9: Der Stoffwechsel der schwefel- und phosphorhaltigen Verbindungen. — Band 10: Der Stoffwechsel sekundärer Pflanzenstoffe. — Band 11: Die Heterotrophie. — Band 12: Die Pflanzenatmung, einschließlich Gärungen und Säurestoffwechsel. — Band 13: Der Stofftransport in der Pflanze.

Teil III. **Wachstum, Entwicklung, Bewegungen.**

Band 14: Wachstum und Wuchsstoffe. — Band 15: Differenzierung und Entwicklung. — Band 16: Außenfaktoren in Wachstum und Entwicklung. — Band 17: Physiologie der Bewegungen. (In 2 Teilbänden). — Band 18: Sexualität, Fortpflanzung, Generationswechsel.

**SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG**


**Diesem Heft liegen zwei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.**

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.